www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

PHILIPS TECHNISCH TIJDSCHRIFT

JAARGANG 27, 1965/66, no. 10

Fotosynthese

Een overzicht van de huidige stand van het onderzoek

J. S. C. Wessels en M. van Koten-Hertogs

581.132.1

Ingenieuze onderzoekingen zijn gaande om erachter te komen hoe de plant lichtenergie weet op te vangen, te transformeren en te gebruiken. Praktische perspectieven van deze moeizaam vergaarde fundamentele kennis zijn dat men op beredeneerde wijze in het metabolisme van de plant zal kunnen ingrijpen. In het belang van de wereldvoedselvoorziening denkt men aan oogstverbetering door het scheppen van betere omstandigheden voor de fotosynthese. Een van de middelen hiertoe zou verhoging van de CO_2-concentratie kunnen zijn. Ook een gerichte synthese door de plant, waarbij b.v. meer eiwit of meer koolhydraat wordt gevormd, behoort tot de mogelijkheden. Voorts kan men, dank zij het verworven inzicht in de fotosynthese, reeds nu met meer kennis van zaken optreden tegen ongewenste gewassen. Onkruidbestrijding met chemische middelen gaat voor de mens steeds meer een levensnoodzaak worden.

Inleiding

Alle levende organismen hebben energie nodig, voor het synthetiseren van nieuwe moleculen (chemische energie), voor spiercontractie (mechanische energie), voor zenuwgeleiding (elektrische energie), en voor het transport van stoffen tegen een concentratiegradiënt in (osmotische energie). De cel, de bouwsteen van het organisme, krijgt de beschikking over deze energie door verbranding (oxidatie) van voedingsstoffen, voornamelijk suikers en vetten. De uiteindelijke leverancier van deze brandstof is de plant. Plantencellen beschikken over het vermogen de energie van het zonlicht te gebruiken om energierijke organische verbindingen op te bouwen uit energiearme anorganische verbindingen als CO_2 en water. Omdat licht een essentiële rol speelt bij deze synthese, noemt men dit proces fotosynthese. Het behoeft geen betoog dat het fotosyntheseproces voor mens en dier, evengoed als voor de plant zelf, van vitaal belang is.

Aangezien planten de nodige energie rechtstreeks uit het zonlicht verkrijgen en zij in dit opzicht dus volledig „self-supporting" zijn, worden zij wel autotroof genoemd. Dit in tegenstelling tot mens en dier, die wat hun energievoorziening betreft van de plant afhankelijk zijn en daarom heterotroof worden genoemd.

De energie die bij de oxidatie van voedingsstoffen (ademhaling) vrijkomt, wordt niet omgezet in warmte, maar wordt in de vorm van kleine „pakketjes" van 7 kcal vastgelegd in moleculen van energierijke fosfaten. De belangrijkste energierijke fosfaatverbinding is het adenosinetrifosfaat (ATP). Over de chemische formule zij hier alleen medegedeeld dat adenosine is opgebouwd uit een organische base, het adenine (ad), en een suiker, het ribose (rib). Aan het ribose zijn drie fosfaatgroepen gebonden; de bindingen tussen de fosfaatgroepen onderling hebben een hoge energie en worden gewoonlijk aangeduid met $\sim$P. Bij hydrolyse van ATP vormt zich, onder afsplitsing van een fosfaatgroep, adenosinedifosfaat (ADP), waarbij per mol ongeveer 7 kcal energie vrijkomt:

$$\underset{\text{(ATP)}}{\text{ad-rib-P}\sim\text{P}\sim\text{P}} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \underset{\text{(ADP)}}{\text{ad-rib-P}\sim\text{P}} + \text{H}_3\text{PO}_4, \qquad \Delta F^0 = -7 \text{ kcal}.$$

Men zou het ATP als een geladen accu kunnen beschouwen, en het ADP als een accu in ontladen toestand. De energie die bij de splitsing van ATP vrijkomt, kan gebruikt worden om aan de verschillende energiebehoeften van het organisme te voldoen (zie *fig. 1*). Om een indruk te geven van het belang van deze

Dr. J. S. C. Wessels en mevr. drs. M. van Koten-Hertogs zijn medewerkers van Philips Natuurkundig Laboratorium, Eindhoven. — Aan dr. Wessels is in september 1965 voor zijn werk op het gebied van de fotosynthese de gouden medaille van de Koninklijke Nederlandse Chemische Vereniging toegekend.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

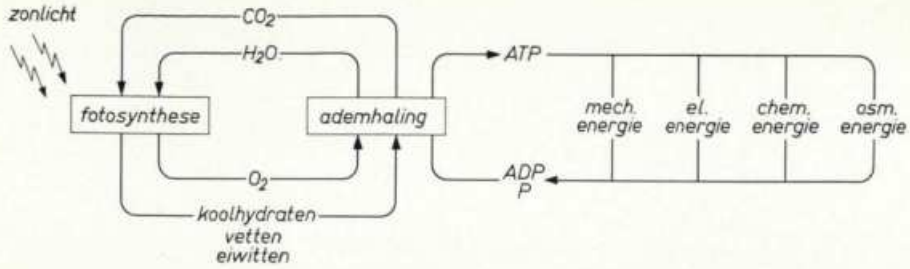


Fig. 1. De voor levende organismen nodige energie — mechanische, elektrische, chemische en osmotische energie — wordt geleverd door het ATP, dat gevormd wordt bij de oxidatie van voedingsstoffen (ademhaling). Deze voedingsstoffen worden door de *plant* in het zonlicht opgebouwd (fotosynthese).

ATP-vorming en -afbraak, zij hier vermeld dat een mens in 24 uur ongeveer 70 kg, dus zijn eigen lichaamsgewicht, aan ATP produceert en weer verbruikt.

Historische ontwikkeling

Ongeveer 200 jaar geleden ontdekten Joseph Priestley, een Engelse theoloog, en Jan Ingenhousz, een Nederlandse natuurkundige, dat belichte planten een gas ontwikkelen dat de verbranding versnelt en waarin dieren kunnen leven. Dit was het begin van systematische waarnemingen aan de door licht geïnduceerde gasuitwisseling in groene planten, en de eerste stap die leidde tot de ontdekking van het element zuurstof door Lavoisier. Spoedig daarna bleek dat planten alleen zuurstof ontwikkelen als een ander gas, dat toxisch is voor dieren, aanwezig is. Sindsdien weten we dat planten CO_2 opnemen uit de lucht en dit onder invloed van licht met behulp van hun groene kleurstof met het water uit de bodem „combineren". Daarbij wordt organisch materiaal, voornamelijk koolhydraten (zetmeel en suikers), gevormd, en er komt tevens O_2 vrij:

$$nCO_2 + nH_2O \xrightarrow{\text{licht}} C_nH_{2n}O_n + nO_2. \quad . \; . \; . \quad (1)$$

Over de belangrijke rol die licht speelt bij dit proces was men het reeds vroeg eens; niet echter over de juiste functie van het licht. Lang leefde men in de veronderstelling dat die functie bestond uit een splitsing van CO_2, waarbij O_2 vrijkomt en „C" behouden blijft voor inbouw in koolhydraten. (Vandaar ook de naam koolhydraten: hydraten van koolstof.) Omstreeks 1880 werden echter twee ontdekkingen gedaan die met dit beeld niet in overeenstemming waren. Winogradsky ontdekte dat de zg. chemosynthetische bacteriën, die geen groene kleurstof bevatten, in staat zijn *in het donker* CO_2 om te zetten in organische stoffen. Anderzijds vond Engelman dat purperbacteriën onder invloed van het licht wel CO_2 fixeren, maar daarbij geen O_2 ontwikkelen. Terwijl men op grond van deze observaties de theorie van de splitsing van CO_2 geleidelijk liet varen, begon men zich tevens het volgende te realiseren:

1) De energie nodig voor de vorming van koolhydraten behoeft niet per se door licht geleverd te worden. Chemosynthetische bacteriën komen aan de nodige energie langs chemische weg, nl. door oxidatie van bepaalde chemische verbindingen. Voorbeeld: Nitrosomonas oxideert NH_3 tot nitriet, Nitrobacter oxideert nitriet tot nitraat. Kortom, het vermogen tot fixatie van CO_2 is niet voorbehouden aan de groene cel.

2) Voor de fotosynthese van de purperbacteriën werd in 1930 door Van Niel de volgende formule opgesteld:

$$nCO_2 + 2nAH_2 \xrightarrow{\text{licht}} C_nH_{2n}O_n + 2nA + nH_2O, \quad . \; . \; . \quad (2)$$

waarin AH_2 een waterstofdonor voorstelt, b.v. H_2S, zoals bij zwavelbacteriën het geval is. In plaats van zuurstof wordt bij belichting van deze bacteriën *zwavel* gevormd.

Neemt men nu aan dat de fotosynthese in de plant op analoge wijze verloopt als in de purperbacteriën, dan betekent dit dat niet CO_2, maar *water* onder invloed van het licht ontleed wordt en O_2 levert (voor de plant geldt dan dus $AH_2 = H_2O$). Proeven met gemerkt water (H_2O^{18}) gaven inderdaad door ontwikkeling van $O^{18}{}_2$ duidelijke aanwijzingen dat niet CO_2, maar H_2O wordt gesplitst.

In overeenstemming hiermee toonde Hill in 1939 aan dat O_2-ontwikkeling plaats kan vinden ook zonder dat CO_2 aanwezig is [1]. Hij belichtte bepaalde preparaten van planten (geïsoleerde chloroplasten, zie later) in aanwezigheid van ferri-ionen, en nam een ontwikkeling van O_2 waar die gepaard ging met een gelijktijdige reductie van de ferri- tot ferro-ionen:

$$4Fe^{3+} + 2H_2O \xrightarrow[\text{chloroplasten}]{\text{licht}} 4Fe^{2+} + 4H^+ + O_2. \quad . \; . \; . \quad (3)$$

Bij deze zg. Hill-reactie worden de ferri-ionen gereduceerd in plaats van het kooldioxide.

De fotosynthese in grote lijnen

Thans is algemeen de zienswijze geaccepteerd dat de fotosynthese een oxidatie-reductieproces is, met water als het reducerende agens dat CO_2 tot koolhydraat reduceert en dat daarbij zelf geoxideerd wordt tot zuurstof.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

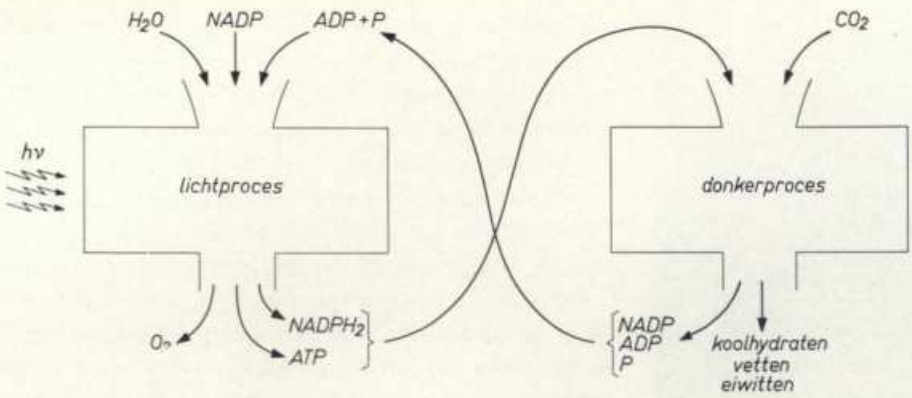


Fig. 2. Het fotosyntheseproces speelt zich ten dele af in het licht, ten dele in het donker. In het licht vindt splitsing van water plaats en daarbij wordt zuurstof ontwikkeld. Tevens worden de produkten $NADPH_2$ en ATP gevormd, welke nodig zijn voor de zich in het donker afspelende fixatie van CO_2 en de vorming van koolhydraten, vetten en eiwitten.

Dit proces vereist energie, hetgeen zich onmiddellijk laat concluderen uit het reeds vermelde feit dat de omgekeerde reactie, verbranding van koolhydraten, energie oplevert.

Bij nadere bestudering van het fotosyntheseproces blijkt dat hierbij als intermediair een stof gevormd wordt, kortweg aangeduid als $NADPH_2$, die een aanzienlijk sterker reducerend vermogen heeft dan water, en die men als het eigenlijke reducerende agens in het fotosyntheseproces moet beschouwen. Deze tussenstap kost energie, die echter aan het verdere verloop van de reactie weer ten goede komt. Men kan de vorming van de genoemde substantie zien als een tijdelijk opslaan van energie.

Het fotosyntheseproces bestaat uit twee gedeelten, waarvan zich het ene deel in het licht en het andere in het donker afspeelt (*fig. 2*). In het *lichtproces* vindt de splitsing of fotolyse van water plaats, waarbij, naast zuurstof, de zojuist genoemde sterk reducerende verbinding $NADPH_2$ en de energierijke verbinding ATP worden gevormd. Door het lichtproces wordt als het ware alle chemische energie vergaard die nodig is voor de eigenlijke koolhydraatvorming, welke zich geheel in het donker afspeelt. In dit *donkerproces* vindt behalve de fixatie van CO_2 en de synthese van koolhydraten, ook de synthese van vetten en eiwitten plaats, alle gedreven door de produkten ATP en $NADPH_2$ van het lichtproces.

Het bovenstaande is niet meer dan een ruwe schets van de fotosynthese. In de volgende hoofdstukken, waarin we ons meer in detail zullen begeven, zal een zeer gecompliceerd mechanisme aan de dag treden. Na een morfologisch hoofdstuk zullen de licht- en de donkerreacties afzonderlijk besproken worden. Ons eigen werk aan de fotosynthese betreft uitsluitend de lichtreacties. Een belangrijk deel van de donkerreacties is enige tijd geleden door Calvin opgehelderd, een onderzoek dat met de Nobelprijs is bekroond. Het front van het onderzoek heeft zich sindsdien meer verplaatst naar de lichtreacties. Dit feit moge de grotere aandacht die de lichtreacties in dit artikel ten deel valt, rechtvaardigen [2].

De chloroplast

De fotosynthese vindt plaats in de groene delen van de plant. Bekijken we een gedeelte van een blad onder de microscoop, dan kunnen wij bij voldoende vergroting de afzonderlijke cellen onderscheiden waaruit het weefsel is opgebouwd. In deze cellen bevinden zich lensvormige, gestructureerde deeltjes, die langs de celwand gelegen zijn (*fig. 3*) [3]. De afmetingen van deze

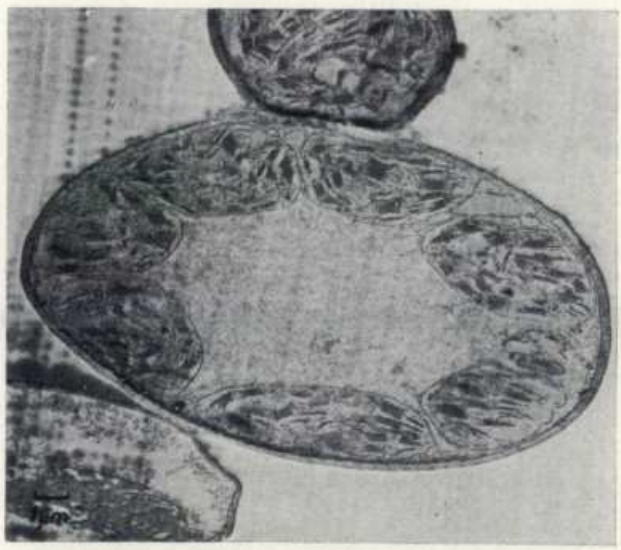


Fig. 3. Cel met chloroplasten langs de celwand. In deze chloroplasten blijkt het gehele fotosyntheseproces gelokaliseerd te zijn. Fixatie met $KMnO_4$. Alle foto's in dit artikel zijn gemaakt met een elektronenmicroscoop EM 200.

[1] R. Hill, Nature **139**, 881, 1937; R. Hill, Proc. Roy. Soc. **B 127**, 192, 1939.

[2] Uit de omvangrijke literatuur die over fotosynthese bestaat, hebben wij aan het eind van dit artikel een kleine selectie opgenomen, speciaal ten behoeve van de geïnteresseerde, doch op dit gebied niet-deskundige lezer. De in het artikel zelf aangehaalde literatuur heeft meer betrekking op detailresultaten, in het bijzonder van onderzoekingen uit de laatste jaren.

[3] De in het artikel voorkomende elektronenmicrofoto's zijn gemaakt door H. J. van de Berg, mevr. A. Dorsman en A. J. Luitingh.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

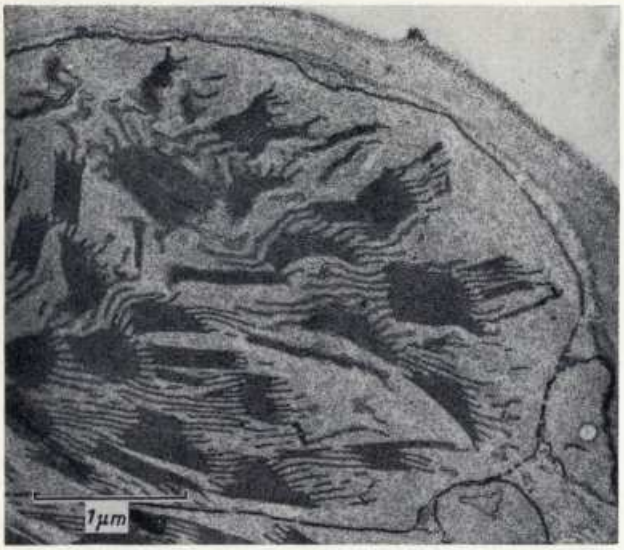


Fig. 4. Chloroplast met een ca. 5× sterkere vergroting dan in fig. 3. Fixatie met $KMnO_4$. Het lichte gedeelte wordt stroma genoemd, de donkere gedeelten zijn opeenstapelingen van zg. lamellen of thylakoïden (als stapeltjes geldstukken op hun kant gezien). De lichtreacties vinden plaats in de lamellen, de donkerreacties in het stroma.

deeltjes, die bladgroenkorrels of chloroplasten worden genoemd, zijn ongeveer 5 × 1 µm; per cel komen 20 tot 100 chloroplasten voor. In de chloroplasten bevindt zich de groene bladkleurstof, het chlorofyl. Het chlorofyl is dus niet, zoals men op het eerste gezicht zou verwachten, over het gehele blad verdeeld. Het is in deze chloroplasten dat de fotosynthese zich voltrekt.

De chloroplasten kunnen uit de plant worden verwijderd door de celwanden kapot te maken, b.v. door fijnwrijven met kwartszand, en door het mengsel daarna aan een gefractioneerde centrifugatie te onderwerpen. Als men deze isolatie op de juiste wijze uitvoert, blijven de chloroplasten in staat het fotosyntheseproces te doen verlopen. Een groot deel van het fotosyntheseonderzoek wordt aan geïsoleerde chloroplasten verricht. Dit heeft o.m. het voordeel dat men geen last heeft van andere processen, zoals ademhaling (oxidatie), die in andere celorganen, de zg. mitochondriën, plaatsvindt.

In de chloroplast onderscheiden we lichte en donkere plekken. Bij sterkere vergroting blijken de donkere gedeelten van de chloroplast te bestaan uit een opeenstapeling van lamellen, die ook wel thylakoïden worden genoemd (*fig. 4*). Zo'n stapeltje lamellen, dat iets weg heeft van een slordig stapeltje geldstukken, noemen we een granum. De grana zijn in het algemeen onderling verbonden door grote lamellen. Het lichte gedeelte van de chloroplast noemt men stroma; de grote lamellen worden in verband hiermee ook wel stroma-lamellen of stroma-thylakoïden genoemd. In het stroma bevinden zich de meeste enzymen die voor de donkerreacties van de fotosynthese nodig zijn.

De lamellen bestaan voor ca. 50% uit eiwit en voor 50% uit lipide (vetachtig materiaal). Algemeen wordt aangenomen dat het membraan van een lamel is opgebouwd uit een lipidelaag van 4 nm die aan beide zijden bedekt is met eiwit (het zg. „unit membrane") (*fig. 5*). Na fixatie van chloroplastmateriaal met OsO_4 of $KMnO_4$ worden de eiwitlagen in de elektronenmicroscoop zichtbaar als donkere banden met een dikte van ongeveer 2 nm. Tot de lipidefractie behoren

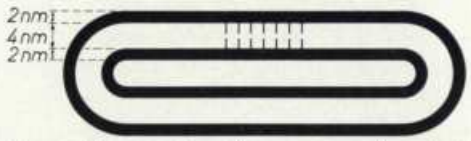


Fig. 5. Voorstelling van de opbouw van een lamel uit eiwitlagen (donker aangegeven) en lipidelagen. Lipiden zijn vetachtige verbindingen, bestaande uit een polair gedeelte, dat zich aan de eiwitkant bevindt, en een apolaire staart, die de andere kant op is gericht (met streepjes aangegeven).

de het zonlicht absorberende fotosynthese-pigmenten chlorofyl a en b. Het is daarom niet verwonderlijk dat de lichtreacties van de fotosynthese zich in de lamellen blijken af te spelen.

In *fig. 6* is de structuurformule van het chlorofyl weergegeven. Het molecuul bestaat uit een magnesiumbevattend porfyrine-ringsysteem (vier pyrroolringen verbonden door = CH-groepen) en een lange zijketen, de fytylrest. Dank zij het bezit van enerzijds de lange

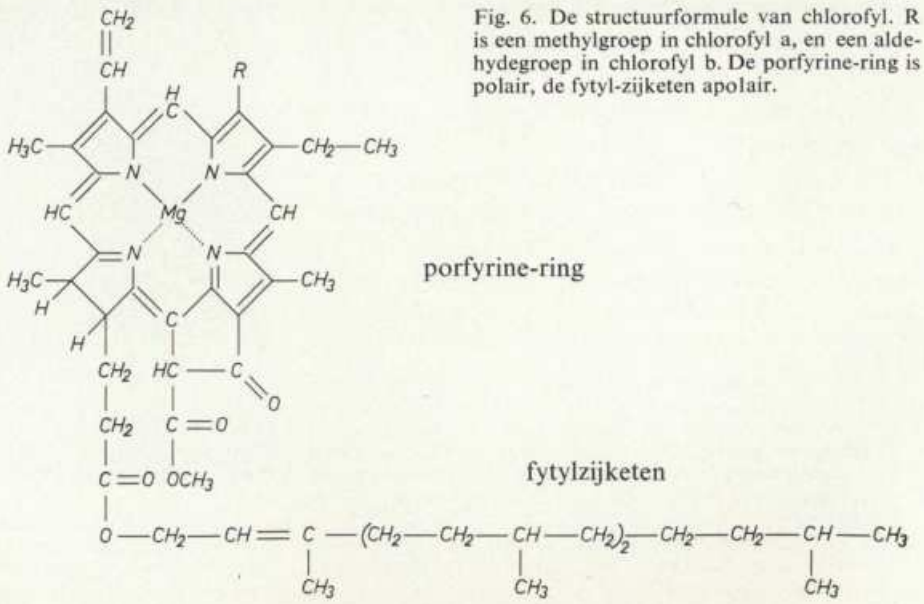


Fig. 6. De structuurformule van chlorofyl. R is een methylgroep in chlorofyl a, en een aldehydegroep in chlorofyl b. De porfyrine-ring is polair, de fytyl-zijketen apolair.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

apolaire zijketen en anderzijds de polaire porfyrinering zal het chlorofyl zich aan een grensvlak van een polair en een apolair oplosmiddel zodanig oriënteren dat de porfyrine-ring zich in het polaire, en de fytylzijketen zich in het apolaire medium bevindt. Dit maakt het waarschijnlijk dat ook in de chloroplastlamellen het chlorofyl zodanig is georiënteerd dat de porfyrine-ring zich in de (polaire) eiwitlaag, en de fytylzijketen zich in de (apolaire) lipidelaag bevindt.

Vermoedelijk is het gegeven beeld van de opbouw van een chloroplastlamel echter nog te eenvoudig. Door gebruik te maken van nieuwe elektronenmicroscopische technieken („negative-staining" en „freeze-etching") heeft men nl. kunnen aantonen dat zich op de lamelmembranen deeltjes bevinden met een diameter van ca. 10 nm, die vermoedelijk opgebouwd zijn uit 4 subeenheden (*fig. 7*). Men vermoedt dat deze deeltjes uit eiwit bestaan. Het feit dat de eiwitlaag na fixatie met OsO_4 of met $KMnO_4$ slechts 2 nm dik blijkt te zijn, zou men kunnen verklaren door aan te nemen dat het fixeren leidt tot denaturering van het eiwit en daardoor tot ontrolling en spreiding van eiwitmoleculen over de lipidelaag [4] (*fig. 8*). Voorlopig blijft dit echter nog een hypothese en is er noch over de samenstelling noch over de functie van de deeltjes met diameter van 10 nm iets met zekerheid bekend. Vermeldenswaard is nog dat de celorganen die verantwoordelijk zijn voor de oxidatieprocessen in de cel, de mitochondriën, bij het elektronenmicroscopisch onderzoek soortgelijke structuren te zien geven.

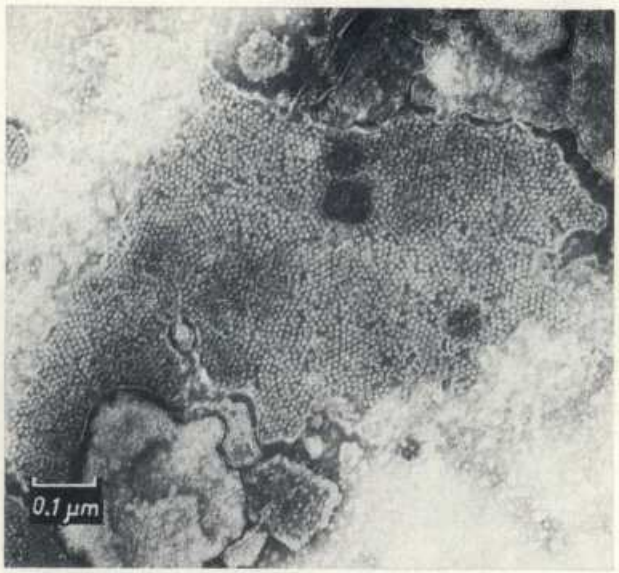


Fig. 7. Een chloroplastlamel. Foto gemaakt met elektronenmicroscoop door toepassing van de „negative-staining"-techniek. De lamellen zijn hier niet als in fig. 4 op hun kant, maar van boven gezien. In de foto zien we op het lamelmembraan deeltjes met een diameter van ongeveer 10 nm, die mogelijk uit vier subeenheden bestaan.

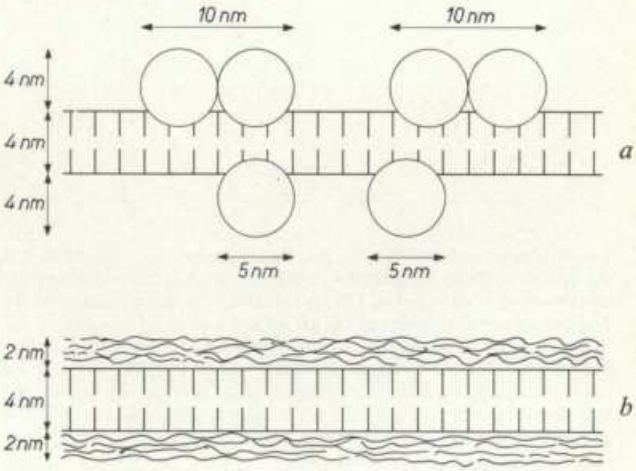


Fig. 8. Verondersteld wordt dat de uit vier subeenheden bestaande eiwitdeeltjes die bij toepassing van de „negative-staining"- of „freeze-etching"-techniek zichtbaar zijn (*a*), zich bij fixatie met $KMnO_4$ of OsO_4 ontrollen wegens denaturering van het eiwit (*b*).

De lichtreacties

Chlorofyl in aangeslagen toestand

Het zonlicht wordt in de plant geabsorbeerd door het chlorofyl. Deze kleurstof, die zowel in het rode als in het blauwe golflengtegebied een absorptiemaximum vertoont, komt daardoor in een aangeslagen toestand. Het aangeslagen chlorofylmolecuul is bij kamertemperatuur instabiel; het heeft een levensduur van 10^{-8} s. De aanslagenergie kan op de volgende wijzen worden afgegeven:

a) Overdracht van de aanslagenergie aan naburige chlorofylmoleculen.

b) Fluorescentie, dat wil zeggen uitzending van licht. Aangezien deze lichtemissie steeds plaats heeft vanuit het laagste vibratieniveau van de aangeslagen toestand, zal het uitgezonden lichtquantum langgolviger zijn dan het geabsorbeerde lichtquantum (zie ook fig. 9). Het fluorescentiespectrum van chlorofyl is dan ook ten opzichte van het absorptiespectrum iets naar het infrarood verschoven.

c) Stralingsloos energieverlies in de vorm van warmte, b.v. door botsing met andere moleculen.

d) De aanslagenergie kan worden gebruikt om een chemische reactie te doen plaatsvinden, waardoor een min of meer permanente verandering van het molecuul tot stand wordt gebracht. Deze laatste mogelijkheid is, zoals men begrijpen zal, voor de fotosynthese de meest belangrijke.

Het chlorofyl bezit als gezegd twee absorptiemaxima in het zichtbare golflengtegebied, in een oplossing in alcohol bij 664 en 431 nm; in principe kan het molecuul zowel door een rood als door een blauw lichtquantum worden aangeslagen. Bij absorptie van

[4] K. Mühlethaler, H. Moor en J. W. Szarkowski, Planta **67**, 305, 1965.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

een blauw quantum gaat echter binnen 10^{-11} s een deel van deze aanslagenergie verloren als warmte en dan komt het molecuul in dezelfde energietoestand als die welke resulteert na absorptie van een rood quantum. Deze aangeslagen toestand, de S_1 of eerste singulettoestand (*fig. 9*), heeft zoals vermeld een levensduur van 10^{-8} s. Uit de singulettoestand kan het aangeslagen elektron door stralingsloos energieverlies terugvallen op een derde energieniveau T_1, de triplettoestand, die een relatief lange levensduur heeft, nl. 10^{-3} s. Wegens de lange levensduur van de triplettoestand heeft men lange tijd verondersteld dat het

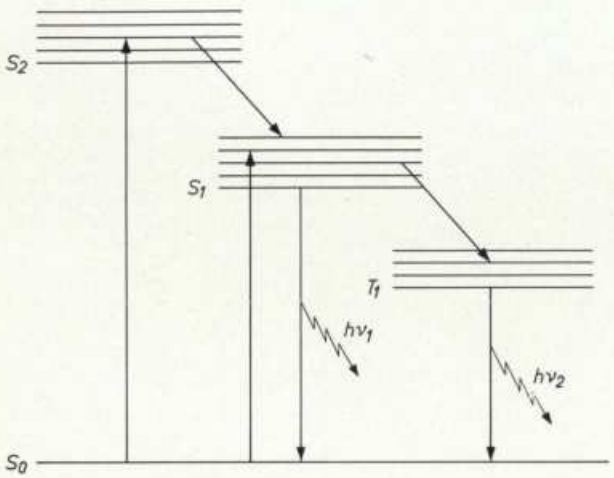


Fig. 9. De energieniveaus S_0, S_1, S_2 en T_1 van het chlorofyl. Uit de grondtoestand S_0 kan het molecuul worden aangeslagen tot de tweede singulettoestand S_2 en tot de eerste singulettoestand S_1, resp. door excitatie met een blauw en met een rood lichtquantum. De levensduur van S_2 is zeer kort en binnen de 10^{-11} s komt het molecuul in de toestand S_1. Van hieruit kan het in de eerste triplettoestand T_1 komen. Behalve voor het tot stand brengen van een chemische reactie, kan de aanslagenergie ook worden gebruikt voor het uitzenden van fluorescentie- en fosforescentiestraling (resp. quanta $h\nu_1$ en $h\nu_2$).

de aanslagenergie van deze toestand is die wordt gebruikt voor chemische omzettingen. De laatste tijd zijn er echter aanwijzingen gevonden dat verschillende fotochemische reacties vanuit de singulettoestand verlopen. Ook vanuit de triplettoestand kan de energie als licht worden afgegeven; men spreekt in dat geval (wegens de vertraagde heruitzending van het licht) van fosforescentie.

Fotochemische reacties van chlorofyl

Fotochemische reacties met chlorofyl zijn in Rusland door een groep onderzoekers onder leiding van Krasnovsky uitvoerig bestudeerd aan een oplossing in pyridine [5]. Zij toonden aan dat chlorofyl onder invloed van het licht verschillende oxidatie-reductiereacties kan katalyseren. Oxidatie en reductie zijn in essentie een onttrekken en toevoegen van elektronen aan resp. een elektronendonor en een elektronenacceptor. Aangezien deze onderzoekers ook een reductie en oxidatie van het chlorofyl zelf waarnamen, gaven zij het volgende schema voor de door chlorofyl gekatalyseerde oxidatie-reductiereacties:

1) Chl. $\xrightarrow{h\nu}$ Chl.* (absorptie van licht geeft aangeslagen chlorofyl),

2) Chl.* + acceptor → $Chl.^+$ + gereduceerde acceptor,

3) $Chl.^+$ + donor → Chl. + geoxideerde donor.

Som: acceptor + donor → gereduceerde acceptor + geoxideerde donor, dus overdracht van een elektron van donor naar acceptor. De katalytische functie van het chlorofyl bij deze reactie begrijpt men aldus: In het aangeslagen chlorofylmolecuul bevindt zich een elektron op een hoger energieniveau, en dit is dus losser gebonden; dit elektron kan daarom gemakkelijk aan een elektronenacceptor worden overgedragen, waardoor het chlorofyl positief geladen wordt ($Chl.^+$) en op zijn beurt door een elektronendonor kan worden gereduceerd.

Een andere mogelijkheid is dat het aangeslagen chlorofyl (Chl.*) eerst met de donor reageert onder vorming van negatief geladen chlorofyl ($Chl.^-$), en dat daarna de acceptor het $Chl.^-$ weer oxideert tot Chl. Welk mechanisme de voorkeur heeft, hangt af van de concentratie en de aard van donor en acceptor en ook van het medium waarin de reactie plaatsvindt.

In verband met de bouw van de chloroplasten, en de oriëntering van chlorofyl in het grensvlak eiwit-lipide, kunnen de experimenten in organische oplosmiddelen niet zonder meer als karakteristiek voor de rol van chlorofyl in vivo worden beschouwd. Meer overeenkomst met de situatie in de chloroplast is te verwachten bij experimenten waarbij het chlorofyl in een grensvlak lipide-water is gelokaliseerd. Wij hebben daarom verschillende door chlorofyl gekatalyseerde fotochemische reacties bestudeerd in waterige oplossingen van detergentia (zepen) [6]. Dit zijn verbindingen die zijn opgebouwd uit een polair en een apolair gedeelte, b.v. cetyltrimethylammoniumbromide, $CH_3(CH_2)_{15}N^+(CH_3)_3Br^-$, en Na-laurylsulfaat, $CH_3(CH_2)_{11}OSO_3^-Na^+$. Wanneer de concentratie van het detergens in water boven een bepaalde grens komt, de zg. kritische micelconcentratie, verenigen de detergensmoleculen zich tot bolvormige aggregaten, micellen genaamd (*fig. 10*). Hierin is het polaire gedeelte van de moleculen, b.v. de $-N^+(CH_3)_3$ groep, aan het oppervlak gelegen, dus naar de waterfaze gekeerd, terwijl het apolaire gedeelte, meestal een lange koolwaterstofketen, binnenwaarts is gekeerd. Aangezien het chlorofyl, dat in water onoplosbaar is, eveneens gedeeltelijk polair, gedeeltelijk apolair is, zal het door zo'n detergensmicel kunnen worden opgenomen en aldus worden „gesolubiliseerd". Hierbij zal de porfyrine-

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

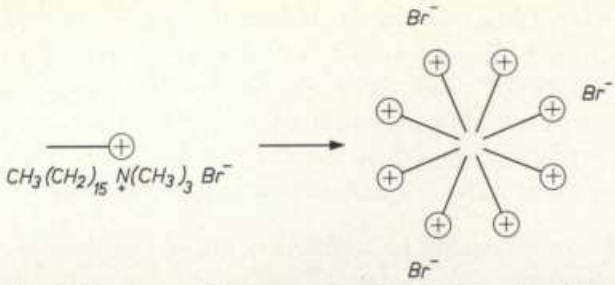


Fig. 10. Detergens- ofwel zeepmoleculen hebben de neiging zich boven een bepaalde, de zg. kritische micelconcentratie te verenigen tot bolvormige micellen. Een detergensmolecuul bestaat uit een apolair gedeelte (streep) en een polair gedeelte ⊕, die elk een gelijksoortig medium zoeken. In de bovenstaande schets is verondersteld dat het oplosmiddel polair is, b.v. water.

ring zich aan het oppervlak van de micel oriënteren.

Het bleek nu dat ook chlorofyl-houdende micellen bij belichting in staat zijn vele oxidatie-reductiereacties te katalyseren. Deze kunnen dus als een eenvoudig modelsysteem van het fotosynthese-apparaat worden beschouwd. Een nader inzicht in het mechanisme van de desbetreffende fotochemische reacties kunnen we verkrijgen door variaties van detergens, donor, acceptor, pH enz. en door bestudering van de kinetiek van deze reacties. We moeten ons echter wel realiseren dat de in de chloroplast voorkomende structuren ingewikkelder zijn dan deze modelsystemen. Zo weten wij b.v. dat het chlorofyl in vivo gebonden is aan een eiwit, en dat het absorptiemaximum van chlorofyl in het rood ten gevolge hiervan ongeveer 15 nm naar grotere golflengte (678,5 nm) is verschoven.

Hoewel men zoals we gezien hebben vele oxidatie-reductiereacties met behulp van chlorofyl in vitro kan laten verlopen, is men er nog niet in geslaagd dit te doen met dezelfde stoffen als in de levende cel voorkomen. De oorzaak van dit falen moet vermoedelijk gezocht worden in de genoemde, in vivo bestaande binding van chlorofyl aan eiwitten.

De fotosynthetische eenheid

Het fotosynthese-apparaat in vivo heeft een bijzondere structuur die het mogelijk maakt dat bij zeer geringe lichtintensiteit nog een behoorlijk snelle fotosynthese plaatsvindt. De aanslagenergie blijkt nl. van het ene chlorofylmolecuul naar het andere te kunnen worden overgedragen tot uiteindelijk een bepaald chlorofylmolecuul wordt aangeslagen dat speciaal geschikt is om een chemische reactie tot stand te brengen. Dit speciale chlorofylmolecuul, dat zich b.v. van de andere chlorofylmoleculen onderscheidt doordat het gebonden is aan een elektronenacceptor en/of -donor, wordt wel reactiecentrum genoemd (*fig. 11*). De door de chlorofylmoleculen opgevangen energiequanta worden dus voortdurend doorgegeven terwijl het centrum bezig is ze één voor één te verwerken.

Het reactiecentrum plus de chlorofylmoleculen die hun aanslagenergie hieraan kunnen overdragen, noemt men een fotosynthetische eenheid. Het bestaan van een fotosynthetische eenheid werd reeds 30 jaar geleden gepostuleerd nadat men geconstateerd had dat bij belichting met een zeer sterke, korte lichtflits, waarbij alle chlorofylmoleculen in de plant worden aangeslagen, het aantal CO_2-moleculen dat gefixeerd werd slechts 1/2000 van het aantal aanwezige chlorofylmoleculen was. Bij onze onderzoekingen aan het herbicide DCMU (dichloorphenyldimethylureum), dat thans veel bij het fotosyntheseonderzoek als specifieke remstof van de lichtreacties wordt gebruikt, bleek dat deze stof werkte in een molconcentratie van ongeveer 1/300 van de chlorofylconcentratie [7]. Wij kunnen hieruit concluderen dat slechts één op enkele honderden chlorofylmoleculen in staat is een chemische reactie te katalyseren. De functie van de andere pigmentmoleculen is dan uitsluitend het absorberen en overdragen van lichtenergie naar het reactiecentrum. Dat er een correlatie bestaat tussen de fotosynthetische eenheid en de deeltjes met een diameter van 10 nm op de lamelmembranen is wel verondersteld, maar zeker niet bewezen.

Voor het functioneren als efficiënte „energy-trap" is het noodzakelijk dat het aangeslagen reactiecentrum

[5] A. A. Krasnovsky, Ann. Rev. Plant Physiol. **11**, 363, 1960.
[6] M. Hertogs en J. S. C. Wessels, Biochim. biophys. Acta **109**, 610, 1965.
[7] J. S. C. Wessels en R. van der Veen, Biochim. biophys. Acta **19**, 548, 1956.

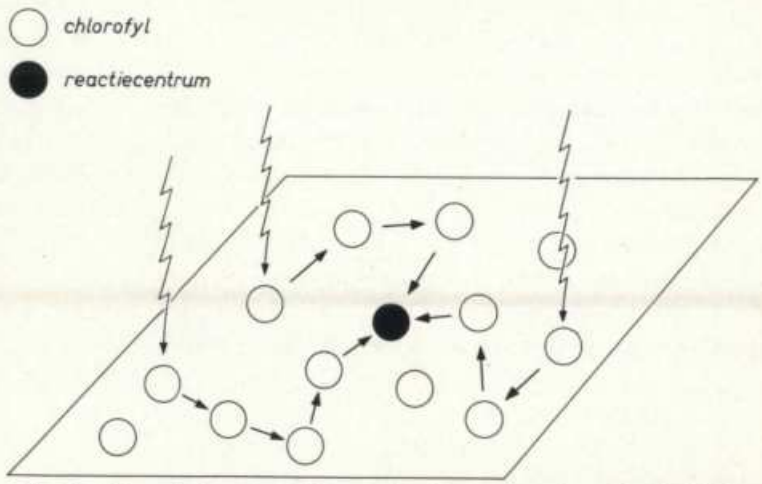


Fig. 11. Schematische voorstelling van de primaire energieoverdracht bij fotosynthese. Aangeslagen chlorofylmoleculen geven de aanslagenergie door aan buurmoleculen. Eén op de ongeveer driehonderd chlorofylmoleculen, het zg. reactiecentrum, is, vermoedelijk dank zij speciale bindingen aan donor- en acceptormoleculen, in staat de aanslagenergie te gebruiken voor een oxidatie-reductiereactie.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

een lagere energie heeft dan de andere aangeslagen chlorofylmoleculen. Dit betekent dat het reactiecentrum bij een grotere golflengte moet absorberen dan de overige chlorofylmoleculen. Inderdaad zijn er uit absorptiemetingen aanwijzingen verkregen voor het bestaan van een bij 700 nm absorberend pigment, dat kortheidshalve P 700 wordt genoemd. Ook uit deze metingen vindt men de verhouding van 1 op 300 tussen het aantal reactiecentra en het aantal chlorofylmoleculen [8].

Berekening van het aantal lichtquanta nodig voor fotosynthese

In het lichtproces van de fotosynthese wordt een verbinding NADP door H_2O gereduceerd tot $NADPH_2$. Hierbij wordt, zoals we reeds zagen, lichtenergie omgezet in chemische energie — de elektronen worden bij deze reactie als het ware „omhoog" gepompt. Verbindingen die zowel in een geoxideerde als in een gereduceerde vorm voorkomen (b.v. NADP-$NADPH_2$), hebben een bepaalde oxidatie-reductie- ofwel redoxpotentiaal E_0, die karakteristiek is voor het desbetreffende redoxsysteem. Sterk oxiderende stoffen, zoals O_2 (redoxsysteem O_2-H_2O) en $FeCl_3$ (redoxsysteem Fe^{+++} - Fe^{++}) bezitten een hoge redoxpotentiaal, sterk reducerende stoffen, zoals H_2 (redoxsysteem H_2O-H_2) en $NADPH_2$ (redoxsysteem NADP-$NADPH_2$) een lage redoxpotentiaal. Als men twee redoxsystemen combineert, zal het systeem met hoge redoxpotentiaal de neiging hebben het systeem met lagere redoxpotentiaal te oxideren; b.v. O_2 oxideert $NADPH_2$. De verandering in vrije energie ΔF^0 bij deze reacties is evenredig met het verschil in redoxpotentiaal van de beide redoxsystemen en wordt onder standaardcondities gegeven door de formule:

$$\Delta F^0 = -nN_A e\Delta E_0, \quad \ldots . \quad (4)$$

waarin n het aantal elektronen is dat bij de reactie per molecuul wordt overgedragen, N_A het aantal moleculen per gramequivalent (getal van Avogadro) en e de lading van het elektron.

Als gegeven is dat bij pH = 7 het systeem O_2-H_2O de redoxpotentiaal 0,81 V heeft en het systeem NADP-$NADPH_2$ de redox-potentiaal — 0,32 V, dan laat zich uit bovenstaande formule berekenen dat bij de reactie

$$NADPH_2 + \tfrac{1}{2}O_2 \rightarrow NADP + H_2O \quad . . \quad (5)$$

de vrije energie verandert met $\Delta F^0 = -52$ kcal. Aangezien bij de fotosynthese het omgekeerde proces plaats heeft, moet dan door het licht dus 52 kcal worden geleverd om 1 mol NADP te reduceren. Uit het feit dat de energie van een door chlorofyl geabsorbeerd rood lichtquant slechts 42 kcal (berekend per mol) bedraagt, kunnen we concluderen dat voor de reductie van NADP door H_2O tenminste twee lichtquanta vereist zijn. Wij zullen nu nagaan op welke wijze de energie van dit aantal van twee of meer lichtquanta wordt gebruikt om deze reactie te laten plaatsvinden.

De ontleding van het lichtproces in twee afzonderlijke processen

Een jaar of zes geleden werden door Emerson bij meting van het quantumrendement van de fotosynthese over het gehele zichtbare gebied van het spectrum de volgende resultaten verkregen [9].

a) Monochromatisch rood licht van een golflengte groter dan 685 nm bleek fotosynthetisch zeer weinig effectief te zijn en licht met een golflengte groter dan 700 nm in het geheel niet meer, hoewel chlorofyl nog boven 700 nm absorbeert.

b) Door toevoeging van licht met een golflengte kleiner dan 685 nm werd het rendement sterk verhoogd, terwijl ook het golflengtegebied waarbij fotosynthese plaatsvindt verder in het rood werd uitgebreid.

Deze resultaten kunnen we begrijpen als we aannemen dat er twee pigmentsystemen met een verschillend absorptiespectrum in de plant voorkomen die beide moeten worden aangeslagen voor een complete fotosynthese. Immers, belicht men met rood monochromatisch licht (b.v. 710 nm) dat nog wel door een „langgolvig" pigmentsysteem, dat we P.S.I zullen noemen, maar niet meer door een „kortgolvig" pigmentsysteem (P.S.II) wordt geabsorbeerd, dan kan geen complete fotosynthese plaats hebben. Toevoeging van licht van kleinere golflengte dat wel door P.S. II wordt geabsorbeerd, zal dan het rendement van de fotosynthese sterk verhogen.

Mede op grond van deze experimenten werd het volgende mechanisme opgesteld voor de elektronenoverdracht van H_2O naar NADP in de lichtreacties van de fotosynthese, zie *fig. 12*. De door P.S. II geabsorbeerde energie wordt gebruikt om water te splitsen, waarbij O_2 wordt vrijgemaakt en een stof X,

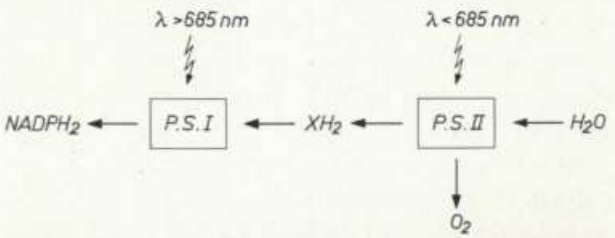


Fig. 12. Voor de reductie van NADP door H_2O zijn minstens twee lichtquanta nodig, die geabsorbeerd worden door twee verschillende pigmentsystemen P.S. I en P.S. II. De reductie geschiedt in minstens twee stappen: de reductie van NADP door een intermediaire substantie, voorlopig aan te duiden als XH_2, en de reductie van deze substantie door H_2O.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

die een redoxpotentiaal heeft die ligt tussen die van water en NADP, wordt gereduceerd. De door P.S.I geabsorbeerde energie wordt dan gebruikt om elektronen over te dragen van XH_2 naar NADP. De voor de reductie van NADP nodige energie wordt dus door twee in serie geschakelde lichtreacties, die gekatalyseerd worden door de pigmentsystemen I en II, geleverd.

Aangezien de plant twee groene pigmenten, chlorofyl a en chlorofyl b bevat, en chlorofyl b bij kleinere golflengte (650 nm) absorbeert dan chlorofyl a (678,5 nm), lag het voor de hand aan te nemen dat P.S. I chlorofyl a zou bevatten en P.S II chlorofyl b. Uit actiespectra is echter gebleken dat dit niet juist is. Beide pigmentsystemen bevatten zowel chlorofyl a als chlorofyl b, en de oorzaak van het verschil in absorptiemaximum van P.S. I en P.S. II is momenteel nog niet bekend.

Het opsporen van de elektronenoverdragers in het lichtproces

In het voorgaande is reeds vermeld dat chlorofyl oxidatie-reductiereacties kan katalyseren en dat bij het lichtproces van de fotosynthese elektronen worden overgedragen van H_2O (via een aantal tussentrappen) naar NADP, waarbij ten slotte $NADPH_2$ en O_2 worden gevormd. We kunnen nu in principe op twee manieren nagaan welke verbindingen hierbij als intermediaire elektronenoverdrager fungeren.

1) De eerste manier is te pogen de NADP-fotoreducerende activiteit van chloroplasten eerst te vernietigen door extractie met b.v. water, detergensoplossingen, petroleumether enz., en vervolgens te proberen uit het extract een redoxcomponent te isoleren die de activiteit specifiek herstelt.

2) De oxidatie of reductie van bepaalde chloroplastcomponenten aan te tonen door meting van absorptieveranderingen tijdens de belichting.

We willen eerst nader ingaan op deze absorptiemetingen, aangezien deze in belangrijke mate hebben bijgedragen tot onze huidige kennis van het fotosyntheseproces. Aangezien de meeste stoffen in gereduceerde toestand een ander absorptiespectrum hebben dan in de geoxideerde toestand, kunnen we in principe door meting van de absorptieveranderingen die bij belichting van plantenmateriaal (b.v. algen) of chloroplasten optreden, bepalen welke stoffen onder invloed van het licht worden geoxideerd of gereduceerd. Een voorwaarde is natuurlijk wel dat we het absorptiespectrum van de desbetreffende in de chloroplast voorkomende verbindingen kennen. Kennis van de chemische samenstelling van de chloroplast is dus een eerste vereiste voor de karakterisering der absorptieveranderingen.

De absorptiemetingen worden uitgevoerd met behulp van de apparatuur die in *fig. 13* schematisch is weergegeven. Dit is in principe een gewone spectrofotometer, die zodanig is ingericht dat de chloroplasten ook — van opzij — belicht kunnen worden ten einde aangeslagen toestanden te realiseren, chemische omzettingen tot stand te brengen, enz., zodat de hiermee gepaard gaande absorptieveranderingen gemeten kunnen worden.

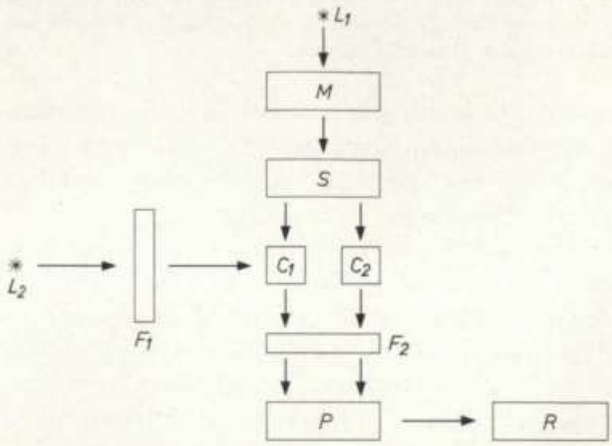


Fig. 13. Een spectrofotometer met een speciale voorziening om de absorptieverandering ten gevolge van excitatie te kunnen meten. De excitatie van de moleculen in cuvet C_1 geschiedt door licht van hoge intensiteit afkomstig van lichtbron L_2, waarvan met behulp van het filter F_1 een bepaald golflengtegebied is uitgezeefd. Cuvet C_2 bevat een niet-belicht, als blanco fungerend preparaat. Gemeten wordt het verschil in lichtabsorptie tussen de twee cuvetten: de twee lichtsignalen worden in elektrische signalen omgezet in de fotomultiplicatorbuis P en daarna van elkaar afgetrokken. L_1 lichtbron voor de meetbundel. M monochromator. S systeem ter splitsing van de meetbundel. R registreerapparaat. Het filter F_2 absorbeert het strooilicht van de exciterende bundel van L_2.

Een bezwaar van deze methode is dat ook verbindingen die *niet* in de elektronentransportketen liggen, maar hiermee in evenwicht zijn, bij belichting aanleiding kunnen geven tot absorptieveranderingen. Aangezien een bezwaar van de eerstgenoemde (extractie-) methode is dat men niet meer met intacte organen te maken heeft, zal in het algemeen pas een combinatie van beide methodes de zekerheid kunnen geven dat een stof fungeert als elektronenoverdrager bij de fotoreductie van NADP.

Tot dusver zijn de volgende verbindingen als schakels in de keten van elektronenoverdragers geïdentificeerd: plastochinon, cytochroom-f, plastocyanine, ferredoxin en ferredoxin-NADP-reductase. Daarnaast fungeren natuurlijk ook de reactiecentra van de beide pigmentsystemen als elektronenover-

[8] B. Kok, Biochim. biophys. Acta **22**, 399, 1956 en **48**, 527, 1961.
[9] R. Emerson, Science **127**, 1059, 1958; R. Emerson en E. Rabinowitch, Plant Physiol. **35**, 477, 1960.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

drager. Tot dusver is echter alleen het reactiecentrum van pigmentsysteem I, het reeds beschreven P 700 bekend, en wel uitsluitend op grond van absorptiemetingen.

Bij belichting van algen werd nl. een absorptiedaling waargenomen bij 700 nm, die men toeschrijft aan de oxidatie van het reactiecentrum P 700. Dat hier sprake is van een oxidatie blijkt uit het feit dat deze absorptiedaling ook optreedt in het donker bij toevoeging van een oxiderende stof als kaliumferricyanide. Naast de absorptieverandering bij 700 nm treden ook absorptieveranderingen op bij kortere golven, die voor een groot deel konden worden toegeschreven aan een oxidatie of reductie van bekende chloroplastcomponenten.

In *fig. 14* is een schema voor het fotosynthetisch elektronentransport weergegeven, waarin de verschillende gevonden elektronenoverdragers met hun redoxpotentialen zijn aangegeven.

Door de lichtreactie die gekatalyseerd wordt door pigmentsysteem II wordt uit water zuurstof vrijgemaakt en worden elektronen (of H-atomen) overgedragen aan het plastochinon, dat dus overeenkomt met de X van fig. 12. De functie van het plastochinon werd enige jaren geleden opgehelderd nadat gebleken was dat door extractie van chloroplasten met petroleumether het vermogen om ferri-ionen te reduceren was verloren gegaan, en dat dit kon worden hersteld door het petroleumetherextract. De werkzame verbinding hierin werd geïsoleerd en werd geïdentificeerd als plastochinon.

De volgende stap is de overdracht van elektronen van plastochinon naar cytochroom-f, welke ditmaal gepaard gaat met een *stijging* in redoxpotentiaal, dus met energiewinst. Op dit interessante feit komen we direct terug.

Pigmentsysteem I katalyseert vervolgens de elektronenoverdracht van cytochroom-f, zeer waarschijnlijk via het plastocyanine, naar ferredoxin, dat de laagste redoxpotentiaal bezit van de bij het elektronentransport betrokken componenten (— 0,43 V). De reductie van NADP door gereduceerd ferredoxin wordt ten slotte gekatalyseerd door ferredoxin-NADP-reductase.

De vorming van het ATP

Tot dusver is nog niet ter sprake gekomen op welke wijze ATP gevormd wordt in het lichtproces.

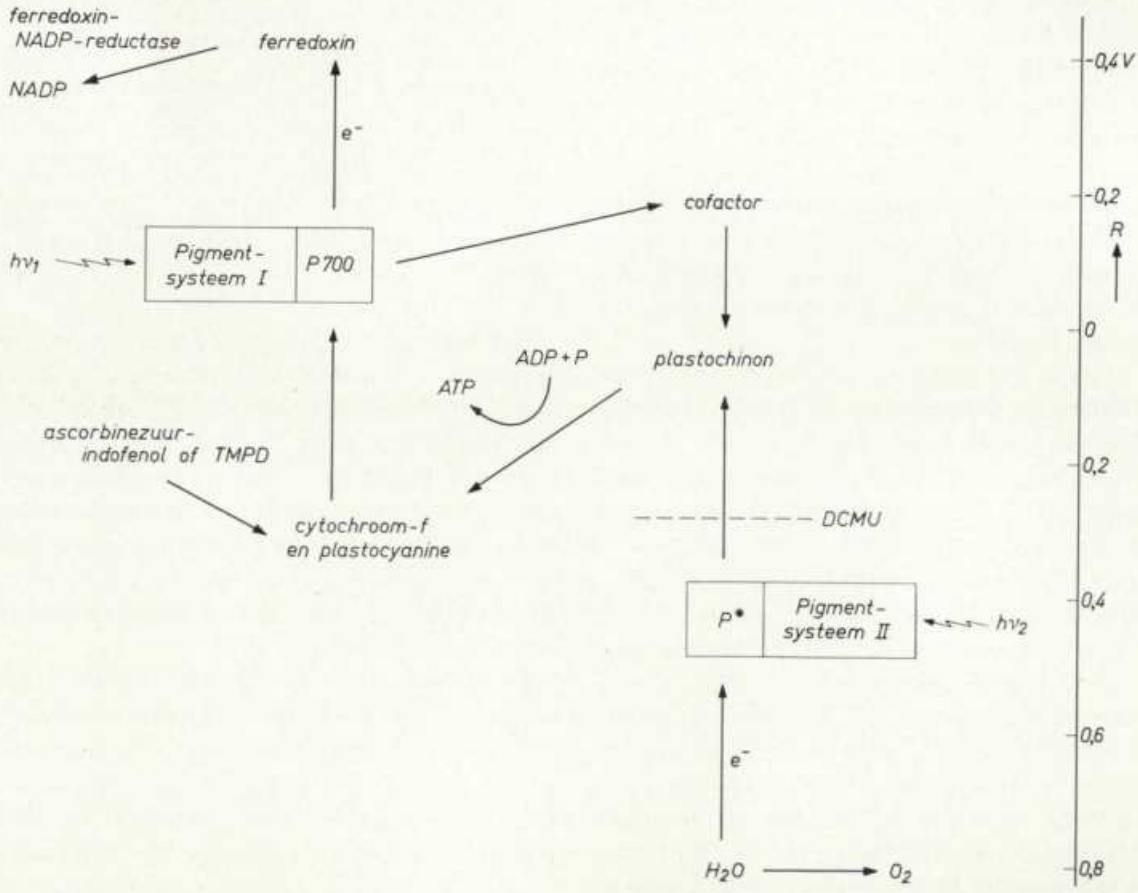


Fig. 14. Het schema van het fotosynthetische elektronentransport, zoals het zich op grond van de laatste onderzoekingen laat opstellen. *R* is de standaardredoxpotentiaal bij $pH = 7$ van de in het schema voorkomende verbindingen. P 700 is het reactiecentrum van het pigmentsysteem I, P* het hypothetische reactiecentrum van het pigmentsysteem II. Voor de overzichtelijkheid zijn de reactiecentra op dezelfde hoogte getekend als de bijbehorende pigmentsystemen.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

Voor de vorming van ATP uit ADP en fosfaat is energie nodig. We hebben zojuist gezien hoe in de plant lichtenergie wordt gebruikt voor de reductie van NADP tot $NADPH_2$. Naar in 1957 door Arnon is aangetoond, gaat deze fotoreductie van NADP tevens gepaard met de vorming van ATP, en wel wordt per mol $NADPH_2$ 1 mol ATP gevormd:

$$NADP + H_2O + ADP + P \xrightarrow{\text{licht}} NADPH_2 + \tfrac{1}{2}O_2 + ATP. \quad . \; . \quad (6)$$

Men noemt dit proces de *niet-cyclische fotofosforylering*. Aangezien bij de elektronenoverdracht van plastochinon naar cytochroom-f voldoende energie *vrijkomt* om een ATP-molecuul te synthetiseren, ligt het voor de hand te veronderstellen dat de met de NADP-fotoreductie gekoppelde fosforylering van ADP op deze plaats is gelokaliseerd. Mede op grond van eigen onderzoekingen, waar we later nog op terug zullen komen, is dit inderdaad komen vast te staan.

We hebben al eerder de bovengenoemde fotoreductie van NADP omschreven als een door licht gedreven oxidatie-reductieproces waarbij enerzijds het redoxsysteem H_2O-O_2 wordt geoxideerd en anderzijds het redoxsysteem NADP-$NADPH_2$ wordt gereduceerd. De door het licht geleverde energie maakt het mogelijk dat het redoxsysteem met de laagste redoxpotentiaal wordt gereduceerd, een reactie die spontaan in omgekeerde richting zou verlopen.

We zullen met dit beeld voor ogen een aantal verschillende manieren waarop de fotofosforylering zich zowel in vivo als in vitro kan voltrekken, kunnen begrijpen.

Met water gewassen chloroplasten, die zowel ferredoxin als ferredoxin-NADP-reductase hebben verloren en daardoor geen NADP meer kunnen reduceren, blijken bij toevoeging van een geschikt redoxsysteem toch nog in staat zowel O_2 te ontwikkelen als ATP te produceren. Bij deze reactie wordt het toegevoegde redoxsysteem in plaats van het ferredoxin rechtstreeks door pigmentsysteem I gereduceerd. Als voorbeeld kunnen we noemen de reductie van ferrizouten als $K_3Fe(CN)_6$:

$$H_2O + 2Fe^{3+} + ADP + P \rightarrow 2Fe^{2+} + 2H^+ + \tfrac{1}{2}O_2 + ATP. \quad . \; . \quad (7)$$

Dit is niets anders dan de op blz. 246 genoemde Hill-reactie.

Het redoxsysteem kan ook zo gekozen worden dat er geen zuurstof wordt ontwikkeld en er uitsluitend ATP wordt gevormd. Er heeft dan de volgende keten van reacties plaats: reductie van de redoxverbinding en een spontane, d.w.z. een zich zonder licht voltrekkende reoxidatie van de gereduceerde component door plastochinon. De aldus getransporteerde elektronen kunnen dan via cytochroom-f en plastocyanine door pigmentsysteem I onder invloed van licht weer worden teruggevoerd naar de redoxverbinding, die — bij belichting — dus afwisselend wordt gereduceerd en geoxideerd (zie de rondgaande pijlen in fig. 14). Aangezien we hier te maken hebben met een cyclisch proces, waarin per cyclus één ATP-molecuul wordt gevormd (bij de elektronenoverdracht van plastochinon naar cytochroom-f), spreken we van *cyclische fotofosforylering*. De redoxverbindingen die deze reactie kunnen katalyseren, noemt men cofactoren van de cyclische fotofosforylering. Het nettoresultaat van het proces wordt weergegeven door de vergelijking:

$$ADP + P \xrightarrow[\text{licht}]{\text{cofactor}} ATP.$$

Hierbij wordt de lichtenergie dus uitsluitend gebruikt voor de synthese van ATP. De cofactoren zijn in het algemeen redoxverbindingen met een redoxpotentiaal lager dan 0,1 V. Dit is begrijpelijk aangezien alleen deze redoxstoffen in staat zijn het plastochinon, dat een redoxpotentiaal heeft van $\pm$ 0,1 V, spontaan te reduceren. Enkele voorbeelden van cofactoren van de cyclische fotofosforylering zijn: vitamine K_3, flavinemononucleotide (afgekort FMN) en de phenazinederivaten phenazinemethosulfaat en pyocyanine. Het is nog niet duidelijk welke stof in vivo, dus in de intacte plant, als cofactor van de cyclische fotofosforylering fungeert. De mogelijkheid bestaat dat het ferredoxin deze rol vervult, en dat het van de verhouding NADP/$NADPH_2$ afhangt of de elektronen van ferredoxin naar NADP (niet-cyclisch proces) of terug naar plastochinon (cyclisch proces) worden getransporteerd. Het feit dat bij het isoleren van chloroplasten in waterig milieu het ferredoxin wordt uitgewassen, zou dan de oorzaak kunnen zijn dat voor het optreden van het proces van de cyclische fotofosforylering in vitro toevoeging van een cofactor noodzakelijk is.

Energetisch bestaat de mogelijkheid tot vorming van een tweede ATP-molecuul bij de cyclische fotofosforylering. Ofschoon er enkele aanwijzingen zijn dat òf de elektronenoverdracht van pigmentsysteem I naar de cofactor, òf die van de cofactor naar plastochinon, gekoppeld is met de synthese van een tweede molecuul ATP, zijn we hiervan op het ogenblik nog niet zeker.

Het bleek ons dat de cofactoren van de cyclische fotofosforylering ook door *zuurstof* kunnen worden

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

gereoxideerd [10]. Nemen we het FMN als voorbeeld, dan krijgen we het volgende reactiemechanisme:

$$\left.\begin{array}{l} H_2O + FMN + ADP + P \rightarrow FMNH_2 + \tfrac{1}{2}O_2 + ATP \\ FMNH_2 + O_2 \rightarrow FMN + H_2O_2 \\ H_2O_2 \rightarrow H_2O + \tfrac{1}{2}O_2 \\ \hline \text{Som: } ADP + P \xrightarrow[\text{licht}]{FMN} ATP \end{array}\right\} \quad (8)$$

Het nettoresultaat is dus hetzelfde als bij de cyclische fotofosforylering, hoewel hier geen sprake is van een werkelijk cyclisch proces. We noemen dit proces daarom wel de *pseudocyclische fotofosforylering*. Of een cofactor reageert met zuurstof of met plastochinon hangt behalve van de aanwezigheid van O_2 ook af van de concentratie van de cofactor en van zijn affiniteit tot zuurstof. Willen we zeker zijn dat uitsluitend het cyclische proces optreedt, dan zullen we O_2 volledig moeten uitsluiten.

Scheiding der lichtreacties

Een belangrijke steun voor het gegeven elektronentransportschema vormt de mogelijkheid de beide lichtreacties I en II te scheiden.

a) Uit onze onderzoekingen aan het herbicide DCMU, dat reeds eerder werd vermeld, bleek dat deze stof een specifieke remstof is van het fotosynthetisch elektronentransport. Het blokkeert deze reactie reeds in een concentratie van 10^{-7} M; het aangrijpingspunt is de door het pigmentsysteem II gekatalyseerde lichtreactie. Het gevolg is dat in aanwezigheid van DCMU geen reductie van NADP door H_2O kan plaatsvinden. De fotoreductie van NADP kan echter wel optreden als we water als elektronendonor vervangen door ascorbinezuur + indofenol. Ascorbinezuur + indofenol reduceert nl. rechtstreeks het cytochroom-f, zodat de reductie van NADP door het pigmentsysteem I alléén kan worden gekatalyseerd en onafhankelijk is geworden van pigmentsysteem II (zie ook fig. 14). Het indofenol dient slechts om de elektronenoverdracht van ascorbinezuur naar het in de chloroplasten vast gebonden cytochroom-f te vergemakkelijken. Ook tetramethylphenyleendiamine (TMPD) kan hiervoor worden gebruikt. De nettoreactie kan worden weergegeven door de vergelijking:

$$AH_2 + NADP \xrightarrow{\text{licht}} A + NADPH_2,$$

waarin AH_2 en A resp. ascorbinezuur en dehydroascorbinezuur voorstellen.

Wij hebben aangetoond dat, in overeenstemming met het in fig. 14 gegeven elektronentransportschema, ook de cyclische fotofosforylering in aanwezigheid van DCMU nog kan verlopen [11]. De pseudocyclische fosforylering daarentegen, die blijkens vergelijking (8) afhankelijk is van de fotolyse van water, dus van pigmentsysteem II, werd door DCMU volledig geblokkeerd. Deze remstof geeft ons dus ook de mogelijkheid te onderscheiden tussen een cyclische en een pseudocyclische fotofosforylering.

Het experimenteel vastgestelde feit dat de fotoreductie van NADP door ascorbinezuur-TMPD *niet* gepaard gaat met ATP-vorming is een van de belangrijke argumenten geweest om de fosforylering te lokaliseren tussen plastochinon en cytochroom-f [12].

b) Hetzelfde effect als met DCMU kunnen we bereiken door chloroplasten te belichten met monochromatisch licht van b.v. 710 nm, dat nog wel door pigmentsysteem I, maar niet door pigmentsysteem II wordt geabsorbeerd. Met licht van 710 nm treedt dus nog wel cyclische fotofosforylering op, en kan NADP worden gereduceerd, mits ascorbinezuur-indofenol als elektronendonor wordt toegevoegd.

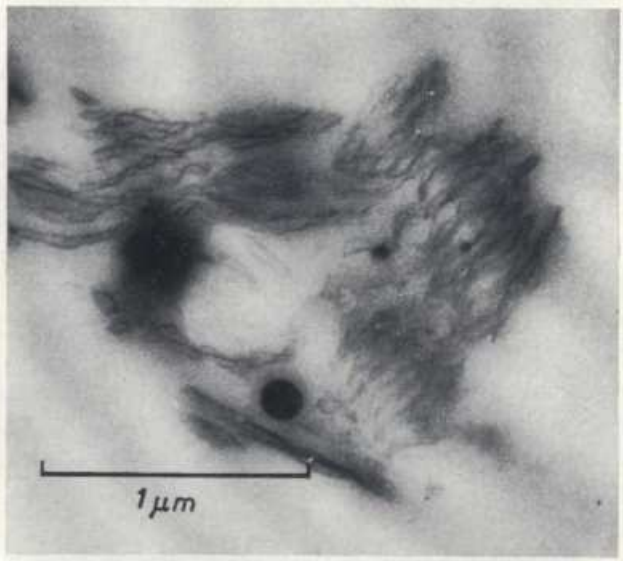
c) Door behandeling met het detergens digitonine, een steroid, kunnen chloroplasten worden kapot gemaakt en gesolubiliseerd. De lamellen zwellen op, raken los van elkaar, en door insnoering ontstaan blaasjes met een diameter van 50-200 nm (*fig. 15*). Het oppervlak van deze blaasjes is bezet met deeltjes van 8-10 nm diameter, die sterk herinneren aan de deeltjes die op de lamelmembranen worden waargenomen, doch hiermee niet identiek behoeven te zijn. Het bleek ons dat de aldus verkregen fragmenten van chloroplasten het vermogen om water te splitsen volledig hebben verloren, en dat zij dus slechts in staat zijn de door pigmentsysteem I gekatalyseerde lichtreactie uit te voeren [11]. Behandeling van chloroplasten met hoge concentraties digitonine levert fragmenten op die nog wel NADP kunnen reduceren met ascorbinezuur-indophenol als elektronendonor, doch niet meer ATP kunnen synthetiseren via het cyclische fotofosforyleringsmechanisme. Blijkbaar is pigmentsysteem I nog wel intact, maar is de koppeling met de fosforylering verloren gegaan. Elektronenmicroscoopopnamen tonen aan dat het oppervlak van deze fragmenten ook niet meer bezet is met deeltjes van 8-10 nm (*fig. 16*). Of deze deeltjes iets te maken hebben met het fosforyleringsmechanisme of een andere functie hebben, is thans in onderzoek.

Bij bovengenoemde experimenten werd steeds gebruik gemaakt van fragmenten van chloroplasten die in de ultracentrifuge bij 80 000 g worden geprecipiteerd. Ook de boven het precipitaat overblijvende vloeistof bleek echter nog groen gekleurd te zijn, en aangezien de hierin aanwezige chlorofylhoudende deel-

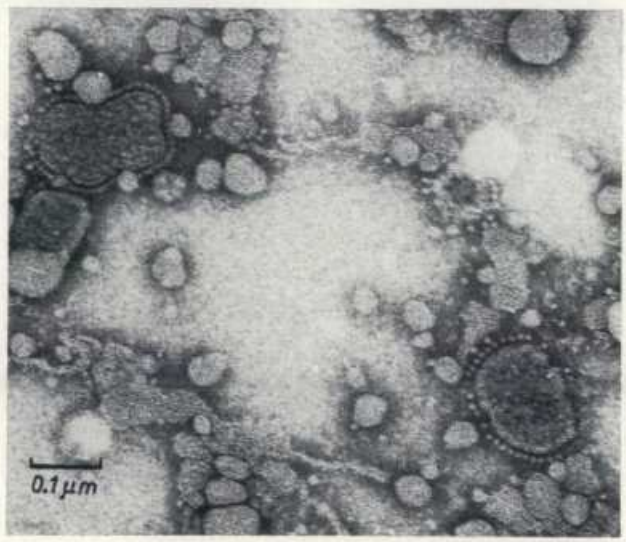
Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

a



b



c

Fig. 15. Elektronenmicrofoto's van chloroplasten behandeld met digitonine, in verschillende stadia van de behandeling. Eerst vindt een loslaten en een zwelling van de lamellen plaats (*a*), vervolgens een insnoering (*b*). Ten slotte ontstaan afzonderlijke fragmenten op het oppervlak waarvan deeltjes zichtbaar zijn met een diameter van 8-10 nm (*c*). Bij (*a*) en (*b*) is fixatie met OsO_4 toegepast, bij (*c*) „negative staining".

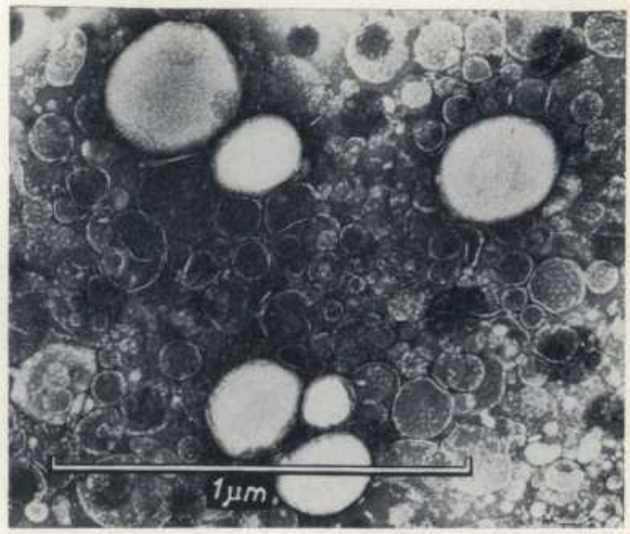


Fig. 16. De afzonderlijke chloroplastfragmenten verkregen door behandeling met veel sterker geconcentreerd digitonine. Het oppervlak is thans niet bezet door deeltjes zoals in fig. 15*c* te zien zijn.

tjes buitengewoon klein zijn — onder de elektronenmicroscoop gaven ze geen duidelijke structuur meer te zien — hebben we geprobeerd of we hierin een fysische scheiding van de beide pigmentsystemen I en II tot stand zouden kunnen brengen. De boven het precipitaat staande vloeistof werd daartoe gecentrifugeerd over een sucrosegradiënt, d.i. een centrifugebuis die gevuld is met een sucroseoplossing waarvan de concentratie van boven naar beneden lineair toeneemt, b.v. van 10-30%. Wanneer men nu op deze sucroseoplossing voorzichtig een kleine hoeveelheid van de te onderzoeken oplossing brengt en de buis enige tijd (b.v. 40 uren) centrifugeert, dan zullen de verschillende deeltjes uit die oplossing ten slotte op die plaats in de buis terecht komen waar de dichtheid van de sucroseoplossing overeenkomt met die van de afzonderlijke deeltjes. Het resultaat was dat na afloop van de centrifugatie twee groene banden werden gevonden, die wat hun absorptiemaximum in het rood betreft overeenkwamen met de beide pigmentsystemen I en II [13]. De onderste groene band absorbeerde bij 678 nm, de bovenste bij 671 nm.

Hoewel nu de eerstgenoemde band in absorptie overeenkwam met pigmentsysteem I, bleek deze fractie bij belichting niet in staat te zijn NADP te reduceren met ascorbinezuur-indofenol als elektronendonor. Dit feit sprak te meer omdat de oplossing waaruit

[10] J. S. C. Wessels, Biochim. biophys. Acta **29**, 113, 1958.
[11] J. S. C. Wessels, Biochim. biophys. Acta **65**, 561, 1962; J. S. C. Wessels, Proc. Roy. Soc. **B 157**, 345, 1963.
[12] J. S. C. Wessels, Biochim. biophys. Acta **79**, 640, 1964.
[13] J. S. C. Wessels, in: Currents in photosynthesis (Proc. 2nd W.-Europe Conf. on photosynthesis, Woudschoten, Zeist 1965), red. J. B. Thomas en J. C. Goedheer, blz. 129, uitg. Donker, Rotterdam 1966.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

deze fractie was afgezonderd hiertoe wel in staat was. Om na te gaan of deze fractie bij de gradiëntcentrifugatie een voor de NADP-reductie essentiële component had verloren, werden de verschillende fracties van de gradiënt nader onderzocht. De centrifugebuis werd hiertoe aan de onderzijde met een injectienaald doorgeprikt en de inhoud werd in fracties opgevangen en geanalyseerd. Het bleek nu dat boven in de gradiënt zich een component bevond die de NADP-reducerende activiteit van de onderste groene fractie volledig kon herstellen. Deze component werd geïsoleerd en gezuiverd en bleek identiek te zijn met het koperhoudende eiwit plastocyanine [14]. De activiteit werd niet hersteld door de cytochroomhoudende zone die we tussen de beide groene banden hadden gevonden, en evenmin door gezuiverd cytochroom-f.

Hiermee was dus aangetoond dat plastocyanine essentieel is voor de fotoreductie van NADP, en zeer waarschijnlijk als elektronendonor voor pigmentsysteem I fungeert. Wij zijn thans bezig de actieve, bij 678 nm absorberende gradiëntfractie verder te zuiveren en te analyseren, teneinde na te gaan welke componenten naast het chlorofyl nog nodig zijn voor de elektronenoverdracht van plastocyanine naar ferredoxin. Tevens hopen wij hieruit iets te leren over de wisselwerking tussen chlorofyl en (lipo)proteïne, welke een verschuiving van het absorptiemaximum naar 679 nm veroorzaakt, en over de aard van het reactiecentrum P 700.

De donkerreacties

De in het vorige hoofdstuk beschreven onderzoekingen hebben ons inzicht gegeven in de wijze waarop de lichtprocessen de produkten ATP en $NADPH_2$ leveren die nodig zijn om het mechanisme van de donkerreacties op gang te brengen. Dit mechanisme van de reductieve omzetting van CO_2 in koolhydraten is al eerder vrijwel geheel opgehelderd door het onderzoek van Calvin en medewerkers met behulp van radioactieve indicatoren (tracers). Bij dit onderzoek werden groene algen Chlorella belicht in aanwezigheid van radioactief kooldioxide, $C^{14}O_2$. Na verschillende belichtingstijden werden de cellen gedood en geëxtraheerd met 80% methanol. De uit $C^{14}O_2$ gevormde verbindingen werden gescheiden door tweedimensionele papierchromatografie van het methanolextract, en daarna geïdentificeerd. De plaats van de C^{14}-houdende verbindingen werd bepaald door het papierchromatogram te bedekken met een röntgenfilm. Op de plaatsen waar C^{14}-verbindingen aanwezig waren, werd de röntgenfilm zwart ten gevolge van de door de C^{14} uitgezonden β-straling. Bovendien werd dan met behulp van een geigerteller de radioactiviteit van de verschillende C^{14}-verbindingen op het papierchromatogram gemeten. Bestudeerd werd nu:

a) Het verschijnen van C^{14} in iedere verbinding als functie van de tijd van fotosynthese met $C^{14}O_2$. Zo bleek dat na 30 seconden grote C^{14}-moleculen, zoals sucrose, waren gevormd, terwijl na 5 seconden slechts kleinere moleculen, voornamelijk het fosfoglycerinezuur (*fig. 17*) radioactief waren geworden.

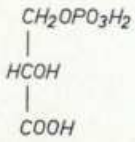


Fig. 17. Structuurformule van 3-fosfoglycerinezuur.

b) De verdeling van C^{14} over de verschillende C-plaatsen van de radioactieve verbindingen. Hieruit bleek o.a. dat na een korte $C^{14}O_2$-fixatietijd uitsluitend het koolstofatoom van de carboxylgroep (-COOH) van het fosfoglycerinezuur was gemerkt.

De identiteit van de radioactieve verbindingen kan worden bepaald door de plaats op het chromatogram te vergelijken met de positie die een bekende stof onder dezelfde omstandigheden inneemt. Ook kan de vlek uit het papier worden gesneden, en de verbinding na elutie met een of ander oplosmiddel worden geanalyseerd. Het zal duidelijk zijn dat dit geen eenvoudige opgave is geweest, en terecht werd dit vele jaren durende onderzoek in 1961 dan ook bekroond met de Nobelprijs.

De resultaten van deze onderzoekingen hebben geleid tot de formulering van de zg. Calvin-cyclus van de fotosynthese, die in vereenvoudigde vorm is weergegeven in *fig. 18*. Het CO_2 wordt geaddeerd aan ribulosedifosfaat, een suiker met vijf C-atomen, waarbij een labiele C_6-verbinding ontstaat, die onmiddellijk wordt gesplitst in twee moleculen fosfoglycerinezuur. Fosfoglycerinezuur wordt door het bij de licht-

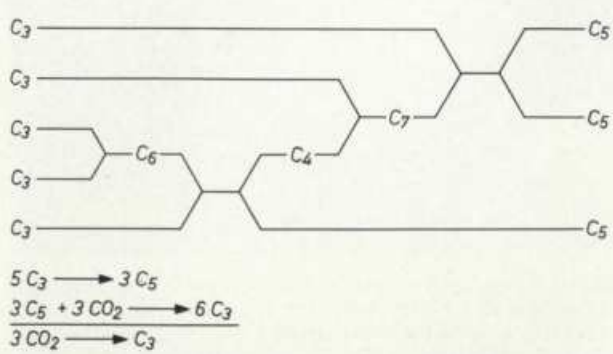


Fig. 19. Het nettoresultaat van de Calvin-cyclus is dat per cyclus drie moleculen CO_2 worden gebruikt voor de vorming van één molecuul van een C_3-verbinding.

[14] J. S. C. Wessels, Biochim. biophys. Acta **109**, 614, 1965.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

reacties gevormde ATP en $NADPH_2$ via fosforyl-fosfoglycerinezuur gereduceerd tot een triosefosfaat (fosfoglycerine-aldehyde). Daarna ondergaan vijf van deze triosefosfaatmoleculen een serie reacties waarbij uiteindelijk drie moleculen ribulose-5-fosfaat worden gevormd (*fig. 19*). Het ribulose-5-fosfaat wordt door ATP gefosforyleerd tot ribulosedifosfaat, waarmee de CO_2-acceptor weer is teruggevormd, en opnieuw een

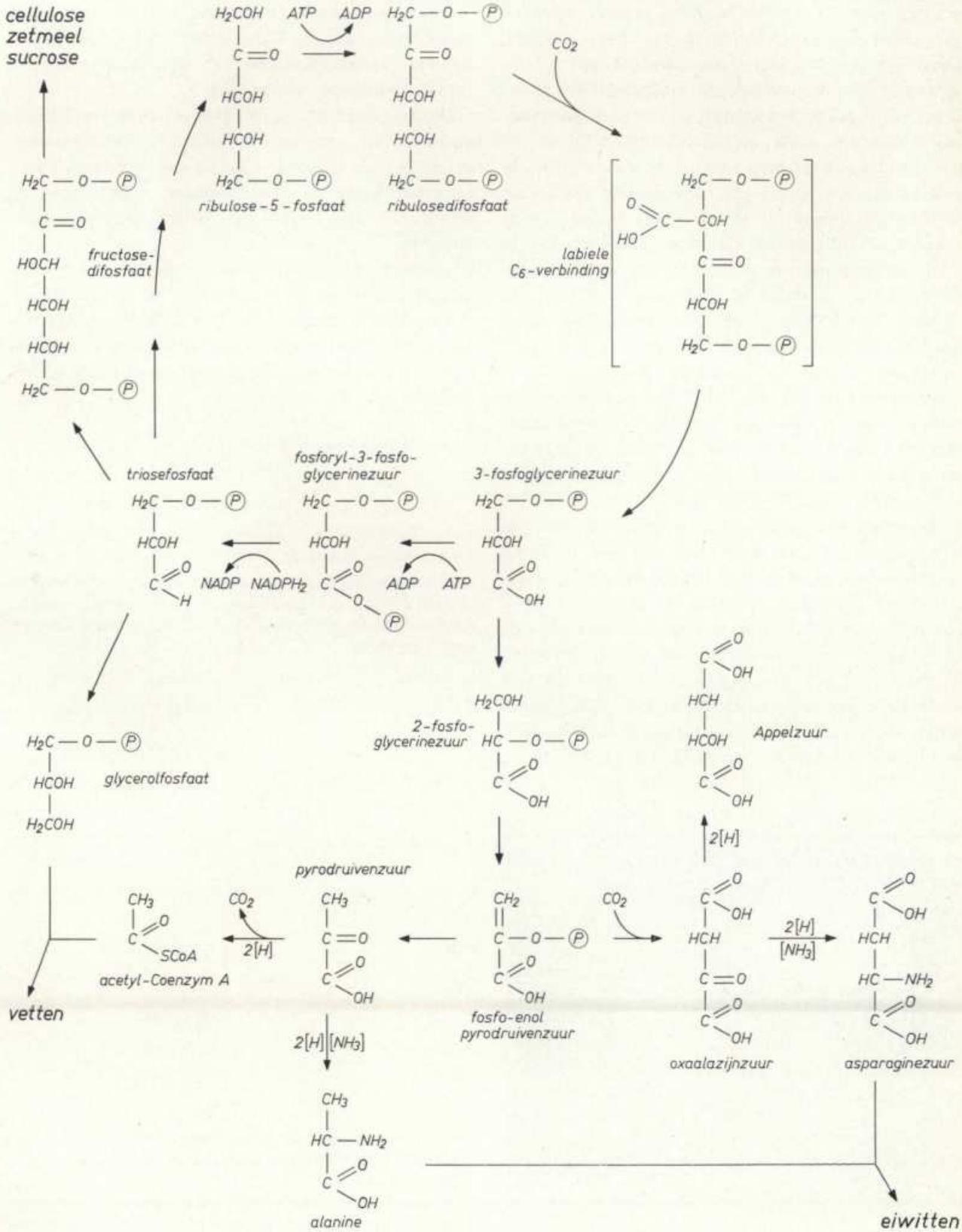


Fig. 18. Vereenvoudigde Calvin-cyclus en hieraan gekoppelde biosyntheses van suikers, zetmeel, vetten, eiwitten, enz.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

CO_2-molecuul kan worden gefixeerd. Aangezien ieder van de drie gevormde ribulosedifosfaatmoleculen een CO_2-molecuul kan adderen, waarbij in totaal zes C_3-fragmenten ontstaan, is het nettoresultaat van de Calvin-cyclus dat per cyclus drie moleculen CO_2 worden gebruikt voor de vorming van één molecuul van een organische verbinding met drie C-atomen. Deze C_3-verbinding kan dan worden gebruikt voor de synthese van gespecialiseerde eindprodukten. Twee triosefosfaatmoleculen kunnen b.v. worden gecondenseerd tot een C_6-suiker en twee C_6-suikers tot sucrose (de gewone riet- of bietsuiker). Een andere mogelijkheid is dat een aantal glucosemoleculen aan elkaar worden gekoppeld tot een complex polysaccharide zoals zetmeel of cellulose. De aanwezigheid van zetmeel in de chloroplasten kan na belichten van de desbetreffende plant duidelijk worden aangetoond (*fig. 20*). Al deze verschillende reacties worden gekatalyseerd door specifieke enzymen, die vermoedelijk in het stromagedeelte van de chloroplast zijn gelokaliseerd.

Aanvullingen van de Calvin-cyclus zullen in de toekomst zeker nodig zijn om alle experimenten te kunnen verklaren. Zo blijkt de verdeling van de radioactiviteit over de verschillende C-atomen der gevonden intermediairen in bepaalde gevallen niet met het gegeven schema verklaarbaar te zijn. Vermoedelijk treedt reeds een gedeeltelijke reductie van de labiele C_6-verbinding op, zodat niet twee moleculen fosfoglycerinezuur maar één molecuul fosfoglycerinezuur + één molecuul triosefosfaat ontstaan. Voorts zijn de experimenten met $C^{14}O_2$ door Calvin en medewerkers uitgevoerd bij een veel hogere CO_2-concentratie dan in de lucht aanwezig is. Gebruikt men CO_2-concentraties die vergelijkbaar zijn met die in de atmosfeer, dan blijkt vooral glycolzuur ($CH_2OHCOOH$), dat in het Calvin-schema helemaal niet voorkomt, als een van de eerste radioactieve fotosyntheseprodukten op te treden. Verdere onderzoekingen zullen het in fig. 18 gegeven schema ongetwijfeld nog gecompliceerder maken.

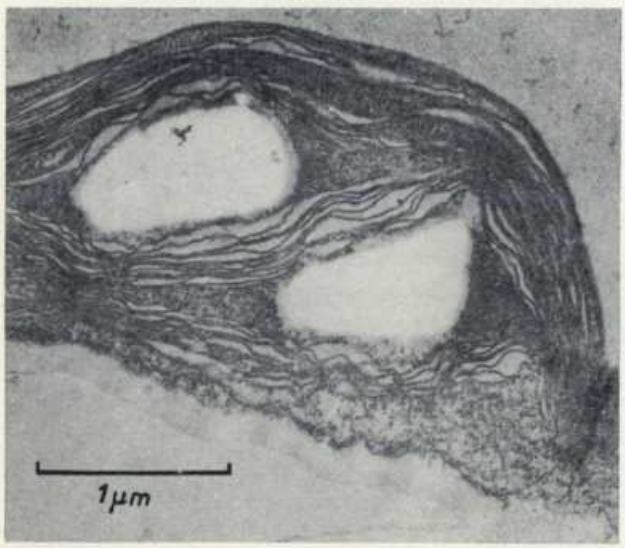


Fig. 20. Chloroplast met twee zetmeelkorrels. Fixatie met OsO_4.

Naast de opbouw van koolhydraten zijn nog andere biosynthesen aan de Calvin-cyclus gekoppeld, nl. de opbouw van dicarbonzuren (b.v. appelzuur), vetzuren, vetten, aminozuren en eiwitten.

Hierbij wordt het 3-fosfoglycerinezuur via 2-fosfoglycerinezuur omgezet in fosfoenolpyrodruivenzuur, dat nu b.v. de volgende reacties kan ondergaan:

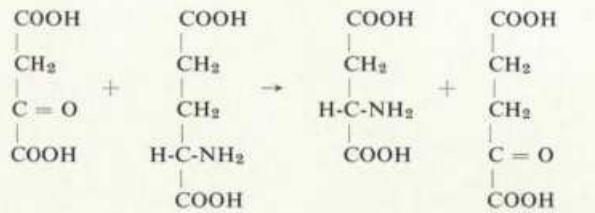
a) carboxylering tot oxaalazijnzuur, waaruit o.a. appelzuur en het aminozuur asparaginezuur kunnen ontstaan.

b) vorming van pyrodruivenzuur, dat b.v. kan worden omgezet in het aminozuur alanine, of in acetyl-coenzym A, dat als basis dient voor de synthese van vetzuren. De vetten worden opgebouwd uit vetzuren en het door reductie van triosefosfaat gevormde glycerolfosfaat.

De omzetting van een ketozuur

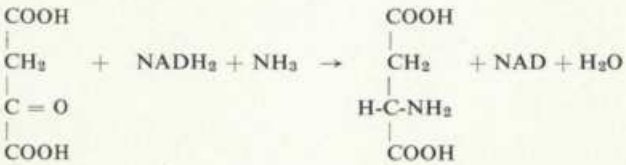
in een aminozuur, b.v. de omzetting van oxaalazijnzuur in asparaginezuur, kan op de volgende wijzen worden gerealiseerd:

a) door transaminering; dit is een reactie tussen een ketozuur en een aminozuur, waarbij het ketozuur in het overeenkomstige aminozuur en het aminozuur in het overeenkomstige ketozuur worden omgezet:



oxaalazijnzuur glutaminezuur asparaginezuur *a*-ketoglutaarzuur

b) door reductieve aminering; dit is een reactie met NH_3 en gelijktijdige reductie:



oxaalazijnzuur asparaginezuur

Als waterstofdonor fungeert hier het $NADH_2$, dat van het $NADPH_2$ slechts hierin verschilt dat het een fosfaatgroep minder bevat.

De voor de aminozuuropbouw nodige stikstof wordt uiteindelijk geleverd door het nitraat uit de bodem, dat door $NADPH_2$ met behulp van FMN en de enzymen ferredoxin-NADP-reduc-

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

tase, ferredoxin, nitraat- en nitrietreductase via nitriet wordt gereduceerd tot NH_3. Voor deze reactie is geen licht nodig. Door Losada is kort geleden aangetoond dat het nitraat bij *belichting* van chloroplasten ook rechtstreeks, dus niet via $NADPH_2$, door FMN en ferredoxin kan worden gereduceerd [15]. In *fig. 21* is het elektronentransport in licht en in donker naar nitraat en nitriet weergegeven. Een analoog mechanisme werd door ons aangetoond voor de reductie van organische nitroverbindingen [16].

Uit deze opsomming van synthese-mogelijkheden, die zeker nog niet volledig is, blijkt dat de chloroplast een autonoom systeem is dat in staat is alle aminozuren, enzymen, vetten en andere materialen op te bouwen die voor zijn functionering nodig zijn. In de laatste jaren is bovendien gevonden dat chloroplasten ribonucleïnezuur (RNA) en deoxiribonucleïnezuur

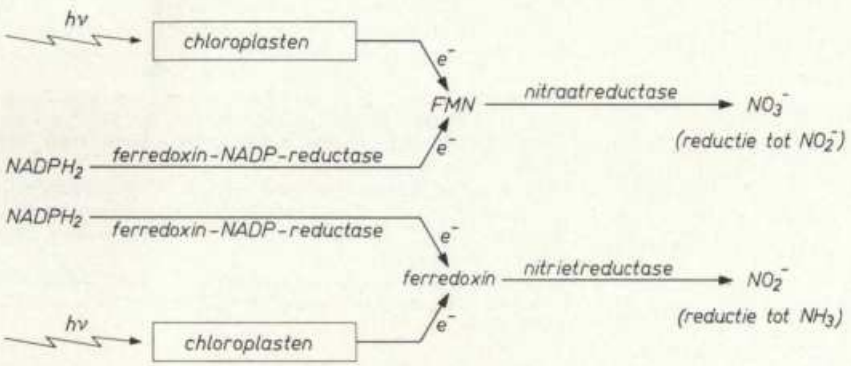


Fig. 21. Schema van het elektronentransport naar nitraat en nitriet, in licht en in donker.

(DNA) bevatten, dat verschillend is van het RNA en DNA van de celkern. We kunnen hieruit concluderen dat de chloroplasten ook over een eigen systeem van genetische informatie beschikken.

Het fotosynthese-onderzoek en zijn waarde voor de praktijk

Is het ontrafelen van de fotosynthese, een der belangrijkste levensprocessen, op zichzelf reeds een doel van de grootste importantie, de praktische neveresultaten die de hiertoe ondernomen onderzoekingen opleveren, verdienen eveneens bijzondere aandacht.

Voor de bestrijding van ongewenste gewassen wil men bij voorkeur bestrijdingsmiddelen toepassen die voor mens en dier onschadelijk zijn. Het ligt voor de hand voor dit doel stoffen te gebruiken die op een voor de plant karakteristiek proces aangrijpen. Aan deze voorwaarde wordt uiteraard voldaan door specifieke fotosynthese-remmers, en we zien dan ook dat vele van de thans toegepaste herbiciden dit proces in sterke mate blijken te blokkeren. Voorbeelden zijn het CMU of monuron, simazine en het reeds genoemde DCMU, die alle aangrijpen op de lichtreactie die door het pigmentsysteem II wordt gekatalyseerd. Deze stoffen blokkeren dus het fotosynthetisch elektronentransport van H_2O naar NADP. Daarnaast kennen we verbindingen die de fotosynthetische fosforylering ontkoppelen, d.w.z. er heeft nog wel elektronentransport plaats van water naar NADP, maar de daarmee gepaard gaande ATP-vorming wordt onderbroken. Aangezien voor de donkerreacties niet alleen $NADPH_2$ maar ook ATP nodig is, zal het duidelijk zijn dat ook in dit geval de plant wordt gedood. Specifieke fotosynthese-ontkoppelaars zijn b.v. eenvoudige aminen zoals methylamine (CH_3NH_2), ethylamine ($C_2H_5NH_2$), enz.

Anderzijds komen er ook stoffen voor die de cyclische fotofosforylering bevorderen ten koste van de NADP-reductie. Paraquat heeft vermoedelijk een dergelijke werking.

Ook indirect kan men in de fotosynthese ingrijpen, nl. door de chlorofylopbouw of de vorming van de chloroplasten te verhinderen. Als voorbeeld van een stof die hiertoe in staat is noemen we aminotriazol (amitrol). Recente onderzoekingen hebben aangetoond dat dit herbicide primair aangrijpt op een enzym van de biosynthese van het aminozuur histidine.

Remstoffen van de in het donker verlopende koolhydraat-, eiwit-, en vetsynthese zullen in het algemeen weinig specifiek zijn, aangezien analoge processen in dierlijke organismen plaatsvinden. Specificiteit is pas te verwachten als de stof aangrijpt op een voor de plant karakteristiek donkerproces, zoals b.v. nitraatreductie of vitaminesynthese. Een voorbeeld is het 2,2-dichloor-propionzuur (dalapon), dat de vorming van het vitamine pantotheenzuur remt.

De bovengenoemde herbiciden zullen in principe iedere plant kunnen aantasten. Het blijkt echter dat bepaalde planten minder gevoelig zijn dan andere, b.v. doordat de desbetreffende remstof minder gemakkelijk wordt opgenomen en/of getransporteerd, of doordat deze planten over een mechanisme beschikken om de remstof chemisch om te zetten in een onwerkzame stof. Al deze effecten bepalen te zamen de zg. „beschikbaarheid" van de stof. Dank zij verschillen in beschikbaarheid bezitten vele herbiciden een zekere

[15] M. Losada, J. M. Ramírez, A. Paneque en F. F. Del Campo, Biochim. biophys. Acta **109**, 86, 1965.
[16] J. S. C. Wessels, Biochim. biophys. Acta **109**, 357, 1965.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

selectiviteit, zodat wij ze kunnen toepassen om bepaalde onkruiden te bestrijden, zonder dat het cultuurgewas zelf er schade van ondervindt. Een nog grotere selectiviteit zouden we kunnen verkrijgen indien we van een verschil in metabolisme tussen het onkruid en het te beschermen gewas gebruik zouden kunnen maken. Voorlopig is echter het verschil in beschikbaarheid de belangrijkste factor die de selectiviteit van een bestrijdingsmiddel bepaalt.

In samenwerking met de laboratoria van Philips-Duphar onderzoeken wij thans vele stoffen op hun werking op fotosynthese en ademhaling. Specifieke middelen moeten het eerste proces wel, doch het tweede proces niet remmen. Het behoeft geen betoog dat aldus gevonden specifieke fotosyntheseremmers op hun beurt ook voor het fundamentele onderzoek van grote waarde zijn.

Een heel andere tak van wetenschap, de ruimtevaart, heeft praktisch belang bij onderzoekingen over de fotosynthese, aangezien dit proces een functie zou kunnen vervullen bij de planetaire exploratie. Op lange ruimtereizen zouden de metabolische uitscheidingsprodukten van astronauten, CO_2 en water, door planten (algen) kunnen worden omgezet in zuurstof en eetbaar plantaardig materiaal.

Belangrijk is voorts de ontdekking — mogelijk van belang voor de voedselvoorziening in de toekomst — dat de concentratie van CO_2 in de lucht (0,03 %) niet optimaal is en dat betere fotosyntheseopbrengsten kunnen worden verkregen door verhoging van de CO_2-concentratie.

Het is verder niet onwaarschijnlijk dat men erin zal slagen middelen te vinden die de fotosynthese van de plant in een bepaalde richting sturen, zodat men enigszins zal kunnen regelen voor welk deel de plant de toegevoerde grondstoffen omzet in koolhydraat, eiwit of vet.

Voorlopig ziet het er echter naar uit dat de fotosyntheseonderzoekers zich nog jaren bezig zullen moeten houden met het oplossen van de vele vragen die thans nog om dit proces zweven. We denken hierbij aan het gedetailleerde mechanisme van de fotochemische reacties, aan het verschil in de chlorofylbinding van de pigmentsystemen I en II, aan de aard van de reactiecentra, aan het mechanisme van de lichtreactie gekatalyseerd door het pigmentsysteem II en de daarbij optredende O_2-ontwikkeling, aan de vraag of er meer plaatsen zijn waar ATP wordt gevormd, aan het mechanisme van de koppeling tussen elektronentransport en ATP-vorming, en aan de betekenis van de morfologische structuur, enz.

Naarmate meer experimentele resultaten beschikbaar komen, zal het gegeven schema van de fotosynthetische elektronentransportreacties ongetwijfeld verder worden uitgebreid of gewijzigd, maar de algemene principes zullen waarschijnlijk geen verandering meer ondergaan.

Aanbevolen literatuur

Historisch artikel: D. I. Arnon, The chloroplast as a complete photosynthetic unit, Science **122**, 9-16, 1955.
Onderzoek van Calvin: M. Calvin, The path of carbon in photosynthesis, Science **135**, 879-889, 1962 („Nobel prize lecture").
Artikel over de fotosynthetische fosforylering: D. I. Arnon, Cell-free photosynthesis and the energy conversion process, in: Light and Life, red. W. D. McElroy en B. Glass, The Johns Hopkins Press, Baltimore 1961, blz. 489-569.
Uitgebreid artikel over fotosynthese in een handboek: H. Gaffron, Energy storage: photosynthesis, in: Plant physiology, red. F. C. Steward, Academic Press, New York 1960, deel IB, blz. 3-277.
Meer diepgaand, samenvattend artikel: A. T. Jagendorf, Biochemistry of energy transformations during photosynthesis, in: Survey of biological progress, Academic Press, New York 1962, deel IV, blz. 181-345.
De fysica van het fotosynthese-proces wordt behandeld in: L. N. M. Duysens, Photosynthesis, Progress in biophysics **14**, 1-104, 1964.

Samenvatting. Het fotosyntheseproces voltrekt zich in de chloroplasten van planten, ten dele in het licht en ten dele in het donker. In het licht vindt een oxidatie-reductieproces, d.i. een elektronentransport plaats met als uiteindelijk resultaat de reductie van NADP tot $NADPH_2$ door H_2O, dat daarbij zelf geoxideerd wordt tot O_2. Tevens wordt ATP gevormd. Het gevormde $NADPH_2$ en ATP worden gebruikt voor de zich in het donker afspelende fixatie van CO_2 en de vorming van koolhydraten, vetten en eiwitten. Aangetoond is dat twee pigmentsystemen een rol spelen bij de lichtreacties. Een aantal elektronenoverdragers, als plastochinon, cytochroom-f, plastocyanine en ferredoxin konden worden geïdentificeerd met behulp van de zg. extractiemethode en door meting van absorptieveranderingen gedurende belichting. ATP-vorming (fotofosforylering) kon worden gelokaliseerd. Belangrijke steun voor het gegeven schema van elektronentransport heeft men gevonden in de mogelijkheid de chloroplast te scheiden in diverse systemen waarin onderdelen van het lichtproces zich afzonderlijk voltrekken. Scheiding werd o.m. gerealiseerd met behulp van remstoffen als DCMU, met detergentia als digitonine, en door centrifugatie over een sucrosegradiënt.

De donkerreacties zijn grotendeels opgehelderd door het met de Nobelprijs bekroonde onderzoek van Calvin. Hiervan wordt een overzicht gegeven en tevens wordt geschetst hoe men zich gekoppeld aan de Calvin-cyclus de vorming van koolhydraten, vetten en eiwitten moet voorstellen. De waarde van het fotosynthese-onderzoek voor de praktijk, o.a. voor de ontwikkeling van herbiciden, wordt in een slothoofdstuk belicht.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

Het dimmen van „TL" lampen

J. C. Moerkens

621.327.534.15:621.382.233:621.387.132.22

Recente ontwikkelingen in de apparatuur voor het regelen van de lichtsterkte van „TL" lampen hebben er in belangrijke mate toe bijgedragen dat deze lampen tegenwoordig steeds meer worden toegepast in gevallen waarin men een continu variabel lichtniveau wenst, een terrein waar vroeger vrijwel alleen gloeilampen gebruikt werden. Het toepassingsgebied van dergelijke dimapparaten is niet beperkt tot projecten binnenshuis; ook in verkeerstunnels, waarin het gewenste lichtniveau overdag varieert met het buitenlicht, worden thans verlichtingsinstallaties met „TL" lampen gebruikt.

Inleiding

Bij allerlei verlichtingsprojecten wordt een continu variabel lichtniveau gevraagd. Dit is b.v. het geval in schouwburgen, bioscopen, collegezalen, enz. Aan deze eis is met „TL" lampen niet op zo eenvoudige wijze te voldoen als met gloeilampen. Reeds 16 jaar geleden werd in dit tijdschrift een artikel gewijd aan de problemen die zich voordoen als men bij „TL" lampen de lichtsterkte continu instelbaar wil maken [1]. De toen beschreven apparatuur maakte gebruik van thyratrons (relaisbuizen). Hoewel hiermee een geleidelijke regeling van de lichtsterkte binnen wijde grenzen mogelijk is, heeft dit systeem niet veel toepassing gevonden. De voornaamste redenen hiervoor waren de vrij grote afmetingen en de hoge prijs van de voor het regelen nodige toestellen en verder het feit dat hierin een vrij groot vermogen werd gedissipeerd. Door het beschikbaar komen van bestuurbare siliciumgelijkrichters (thyristors) is het mogelijk geworden de regelapparatuur eenvoudiger, kleiner en goedkoper te maken. Daar komt nog bij dat recente verbeteringen in de schakeling een ernstig bezwaar dat aan de oudere apparatuur kleefde, hebben ondervangen. Wij doelen hier op het feit dat bij het instellen van de „TL" lampen op een laag lichtniveau neiging tot onrustig branden (flikkeren) optrad. De oorzaken hiervan en de maatregelen die men hiertegen heeft genomen, worden in het hierna volgende besproken. Eerst zullen wij echter in het kort het principe waarop de lichtsterkteregeling bij „TL" lampen berust en de werking van thyristors recapituleren.

Lichtsterkteregeling van „TL" lampen

De middelen waarmee men bij gloeilampen de lichtsterkte kan regelen, te weten voorschakelweerstanden of regeltransformatoren, kunnen bij gasontladingslampen zoals „TL" lampen niet worden gebruikt. De voornaamste reden hiervoor is dat bij een spanning, lager dan de herontsteekspanning, de lamp geheel dooft. Bovendien zou bij het gelijktijdig regelen van een aantal lampen een zeer onaangenaam effect optreden door het feit dat de herontsteekspanning van verschillende exemplaren van een zelfde lamptype vrij sterk kan uiteenlopen, waardoor niet alle lampen gelijktijdig doven. Veel gunstiger is in dit opzicht een regelmethode waarbij men niet de spanning verlaagt, maar waarbij deze telkens slechts gedurende een gedeelte van iedere halve periode op de lamp staat. Door variatie van dit gedeelte wordt dan de gemiddelde lampstroom, en zodoende ook de lichtsterkte, geregeld. Voor het „uitsnijden" van een gedeelte van iedere halve periode maakt men in moderne apparatuur, zoals reeds gezegd, gebruik van thyristors.

Thyristors

De werking van een thyristor [2] komt in vele opzichten overeen met die van een thyratron (relaisbuis). Wanneer de anode een negatieve spanning heeft ten opzichte van de katode, is de anodestroom vrijwel nul. Bij het aanleggen van een spanning in de andere richting treedt evenmin stroomdoorgang op zolang de gelijkrichter niet door een passend signaal op de stuurelektrode „geopend" is. Is dit laatste gebeurd, dan blijft de geleidende toestand bestaan, onafhankelijk van de spanning op de stuurelektrode. Pas wanneer de anodestroom beneden een bepaalde, zeer lage waarde, de

J. C. Moerkens is medewerker van de Hoofdindustriegroep Licht, Eindhoven.

[1] K. W. Hess en F. H. de Jong, Het regelen van de lichtsterkte van fluorescentielampen met behulp van relaisbuizen, Philips techn. T. **12**, 83-94, 1950.

[2] Voor de constructie van dergelijke gelijkrichters verwijzen wij naar: J. J. Wilting, Gelijkstroom-wisselstroomomzetters met bestuurbare siliciumgelijkrichters voor fluorescentieverlichting, Philips techn. T. **23**, 255-261, 1961.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

houdstroom, is gedaald, treedt de niet-geleidende toestand weer op.

In de geleidende toestand is de spanningsval over een thyristor veel kleiner dan bij een thyratron. Hierdoor is het vermogensverlies en dus ook de warmteontwikkeling in de apparatuur bij gebruik van thyristors veel kleiner. Dank zij deze vereenvoudiging van het koelprobleem en dank zij de veel kleinere afmetingen van de thyristors konden de afmetingen van de regelapparatuur aanzienlijk worden verkleind.

Regeling met behulp van thyristors

Doordat een thyristor slechts in één richting geleidt, kan wisselstroom alleen doorgelaten worden als men twee exemplaren in een antiparallelschakeling gebruikt. *Fig. 1* toont een dergelijke schakeling, waarbij aan de

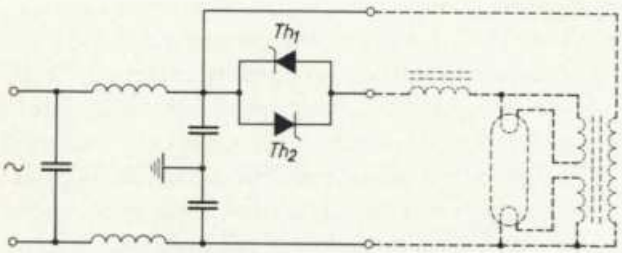


Fig. 1. Antiparallelschakeling van twee thyristors, Th_1 en Th_2, voor het dimmen van „TL" lampen. De spoelen en condensatoren links vormen een ontstoringsfilter. Iedere „TL" lamp is voorzien van een gloeistroomtransformator met twee gescheiden secundaire wikkelingen.

ingang de netspanning en aan de uitgang één of meer „TL" lampen zijn aangesloten. Iedere lamp is voorzien van zijn eigen voorschakelsmoorspoel. Bij normale, niet regelbare, schakelingen worden de katodes op de juiste temperatuur gehouden door de ontlading (ionenbombardement). Wanneer men, om de lichtsterkte te verkleinen, de gemiddelde stroom door de lamp vermindert, zouden de katodes een te lage temperatuur krijgen, wat nadelig is voor de levensduur van de lampen. Om deze reden is iedere „TL" lamp voorzien van een gloeistroomtransformator met twee gescheiden secundaire wikkelingen.

De stuurelektrodes van de thyristors ontvangen signalen die onderling een fazeverschuiving van 180° hebben, waardoor gedurende een gedeelte van iedere halve periode afwisselend één der thyristors geleidend is. Het verloop van de stroom gedurende deze tijd is met goede benadering te berekenen. Hiertoe beschouwen wij de thyristors als ideale schakelaars, die gesloten zijn van het moment van het optreden van het stuursignaal tot het moment waarop de optredende anodestroom weer nul is. De brandspanning van de lamp, die vrijwel onafhankelijk is van de stroom, beschouwen we gedurende de geleidingstijd als constant [3]. In *fig. 2*, waarin een gedurende deze tijd geldend vervangschema is geschetst, is voor de lamp eenvoudigheidshalve een batterij met een spanning V_l getekend. De thyristor is hier voorgesteld door de schakelaar *Th*. Stellen we de momentele waarde van de netspanning voor door

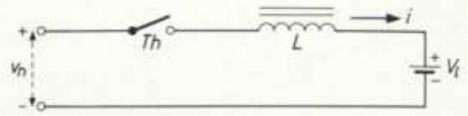


Fig. 2. Vervangschema voor een „TL" lamp met voorschakelsmoorspoel L en een thyristor, aangesloten op de netspanning v_n. De lamp is vervangen gedacht door een batterij met een constante spanning V_l. De thyristor is als een schakelaar *Th* voorgesteld.

$v_n = V_n \sin \omega t$, dan volgt de stroom i die vloeit na het sluiten van de schakelaar, uit de vergelijking:

$$V_n \sin \omega t = L \frac{\mathrm{d}i}{\mathrm{d}t} + V_l .$$

Integreren hiervan levert voor i de volgende uitdrukking:

$$i = \frac{V_n}{\omega L} (\cos \omega t_1 - \cos \omega t + \frac{V_l}{V_n} \omega t_1 - \frac{V_l}{V_n} \omega t) . \qquad (1)$$

Hierin is t_1 het tijdstip waarop de thyristor geleidend wordt (dus in fig. 2 de schakelaar wordt gesloten). Op dit ogenblik is de momentele waarde van de stroom nul.

In *fig. 3* is een halve periode van de netspanning en van de stroom getekend. Uitgezet zijn v_n/V_n en $i/(V_n/\omega L)$ als functie van ωt. De drie stroomkrommen gelden voor gevallen waarin het stuursignaal op de thyristor op drie verschillende momenten verschijnt, welke momenten zijn vastgelegd door $\omega t_1 = 45°$, $\omega t_1 = 90°$ en $\omega t_1 = 135°$. Bij de constructie van fig. 3 is voor V_l/V_n de waarde 0,35 aangenomen, wat overeenkomt met een brandspanning van 110 V en een netspanning met een effectieve waarde van 220 V (dus $V_n = 220\sqrt{2}$ V).

Uit (1) is af te leiden dat het moment t_m waarop de

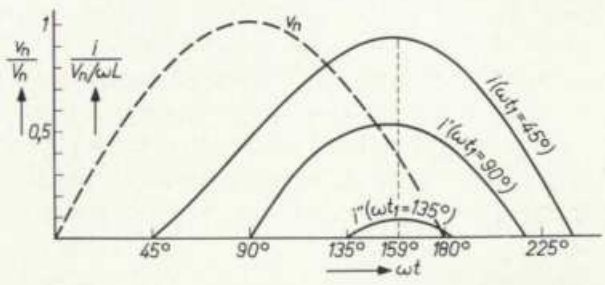


Fig. 3. Het verloop van een halve periode van de netspanning v_n en van de stroom in de schakeling van fig. 2. De drie stroomkrommen i, i' en i'' gelden voor de gevallen dat het stuursignaal op de thyristor optreedt op de ogenblikken die zijn vastgelegd door $\omega t_1 = 45°$, $\omega t_1 = 90°$ en $\omega t_1 = 135°$. Als verhouding van de brandspanning V_l van de lamp en de effectieve waarde van de netspanning is aangenomen 0,35.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

stroom zijn maximale waarde bereikt, onafhankelijk is van het moment waarop de thyristor geleidend wordt. Het is vastgelegd door de formule:

$$\sin \omega t_m = \frac{V_l}{V_n}. \qquad \ldots\ldots \quad (2)$$

In ons geval is $\omega t_m = 159°$. Wordt het stuursignaal op de thyristor op dit ogenblik, of later, gegeven, dan treedt in het geheel geen stroom op; de lamp blijft dus gedoofd. Bij een vroeger tijdstip van het stuursignaal treedt in de keten een stroomstoot op, waarvan duur en topwaarde toenemen met een vervroeging van het stuursignaal. Als, na het doorlopen van de topwaarde, de stroom weer nul is geworden, komt de thyristor in de niet-geleidende toestand. De „TL" lamp is dan stroomloos, tot in de volgende halve periode de andere thyristor geleidend wordt.

De grootste effectieve waarde van de stroom, en dientengevolge de grootste lichtsterkte, treden op wanneer op beide thyristors het stuursignaal wordt gegeven op een zodanig tijdstip dat de stroom juist een halve periode later weer nul is. Dit is dus het moment waarop de andere thyristor in werking treedt. Uit (1) is af te leiden dat hiervoor voldaan moet zijn aan:

$$\cos \omega t_1 = \frac{V_l}{V_n} \times \frac{\pi}{2}. \qquad \ldots\ldots \quad (3)$$

Voor $V_l/V_n = 0{,}35$ volgt hieruit $\omega t_1 = 57°$. Voor dit geval is het verloop van de stroom in de lamp gedurende een volledige periode (waarbij dus beide thyristors werken) in *fig. 4* getekend. In deze figuur is tevens de stroom getekend wanneer is ingesteld op een geheel ander ontsteektijdstip, dat beantwoordt aan een zeer laag lichtniveau ($\omega t_1 = 135°$).

Wordt het stuursignaal gegeven op een vroeger tijdstip dan dat wat correspondeert met $\omega t_1 = 57°$, dan wordt toch geen grotere lichtsterkte bereikt. In de gebruikte schakeling kan nl. ieder van de beide antiparallel geschakelde thyristors pas geleidend worden als de andere in de niet-geleidende toestand is gekomen. Ten gevolge hiervan kunnen de thyristors ieder gedurende niet meer dan een halve periode geleiden. Een verdere vervroeging van het stuursignaal resulteert hierdoor niet in een verdere vergroting van de gemiddelde stroom door de lamp.

Om de lichtsterkte vanaf de maximale waarde tot nul te kunnen variëren, moeten dus aan de stuurelektrodes signaalspanningen worden gelegd waarvan de faze zodanig kan worden ingesteld dat ωt_1 verandert van 57° tot 159°, resp. van 237° tot 339°.

De vorm van het stuursignaal

Het ligt voor de hand als stuursignaal een sinusvormig verlopende wisselspanning met variabele faze te gebruiken. Deze blijkt echter minder geschikt om de volgende reden. Het voor verschillende exemplaren van een zelfde thyristortype nodige stuursignaal vertoont enige spreiding. Hierdoor kan het tijdstip waarop de beide in de antiparallelschakeling opgenomen thyristors geleidend worden, verschillen, waaruit een ongelijkheid van de twee delen van een stroomperiode ontstaat. Dit heeft tot gevolg dat het licht van de lamp een merkbare rimpel met een frequentie van 50 Hz vertoont. Om te maken dat iedere thyristor op het juiste moment geleidend wordt, gebruikt men als stuursignaal niet een sinusvormig verlopende spanning, maar een blokspanning. Het steile verloop dat een dergelijke spanning telkens bij wisseling van de polariteit vertoont, waarborgt bij voldoende grootte van de spanning het geleidend worden van iedere thyristor, onafhankelijk van spreiding in de vereiste stuurspanning.

Aangezien een thyristor na het ontvangen van een stuursignaal geleidend blijft tot de stroom beneden de vrij kleine houdstroom is gedaald, zou men als stuursignaal een impulsreeks kunnen gebruiken; na het geleidend worden van de thyristor is immers geen verder signaal op de stuurelektrode meer nodig. Ook in dit geval kan echter een 50-Hz-rimpel in het licht van de „TL" lamp optreden en wel speciaal bij instelling op een laag lichtniveau. Dit komt doordat ook de houd-

[3] In werkelijkheid neemt de brandspanning toe als de geleidingstijd zeer kort wordt. De hier gegeven theorie is daarom, voor zover het gaat om zeer lage lichtniveaus, een vrij grove benadering.

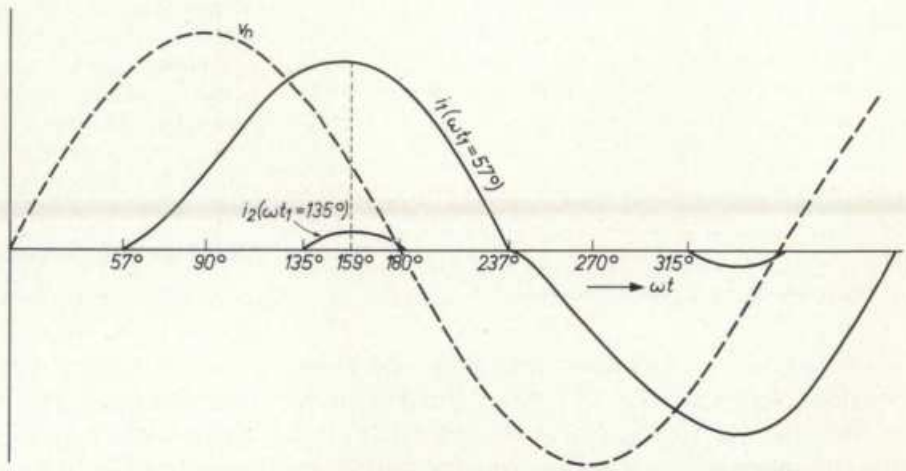


Fig. 4. Verloop van een periode van de netspanning v_n en de stroom bij een schakeling voor het dimmen van „TL" lampen. Getekend zijn twee stroomkrommen, nl. i_1 voor maximale lichtsterkte ($\omega t_1 = 57°$) en i_2 voor een zeer laag lichtniveau ($\omega t_1 = 135°$).

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

stroom van verschillende thyristorexemplaren enige spreiding vertoont. Hierdoor zouden de beide thyristors niet gedurende een even lange tijd geleiden, en de stroomvorm zou weer onsymmetrisch worden. Gebruikt men als stuursignaal een *blokspanning*, dan blijft op de stuurelektrode telkens gedurende een halve periode een spanning aanwezig. In dit geval treedt de niet-geleidende toestand pas weer op als de anodestroom nul is geworden; de grootte van de houdstroom speelt dan geen rol meer. De beide thyristors werken in dit geval geheel symmetrisch en er treedt geen hinderlijke 50-Hz-rimpel in het licht op.

Principe van de stuurschakeling

Een blokspanning met een instelbare fazeverschuiving ten opzichte van de netspanning kan worden verkregen met de schakeling van *fig. 5*. Een serieschakeling van een smoorspoel en twee zenerdiodes is aangesloten op de autotransformator Tf_1, enerzijds direct en anderzijds via de condensator C en de variabele weerstand R. De faze van de spanning op het punt B kan met behulp van R worden ingesteld. Bij een zenerdiode gaat in de keerrichting stroom vloeien wanneer de spanning een bepaalde waarde, de zenerspanning, overschrijdt. Een vergroting van de stroom door de diode veroorzaakt dan vrijwel geen verandering van de spanning. In dit opzicht komt dus een dergelijke diode overeen met een gasontladingslamp, met dien verstande echter, dat een zenerdiode het genoemde effect slechts bij één polariteit van de spanning vertoont; bij de andere polariteit is de diode bij alle waarden van de

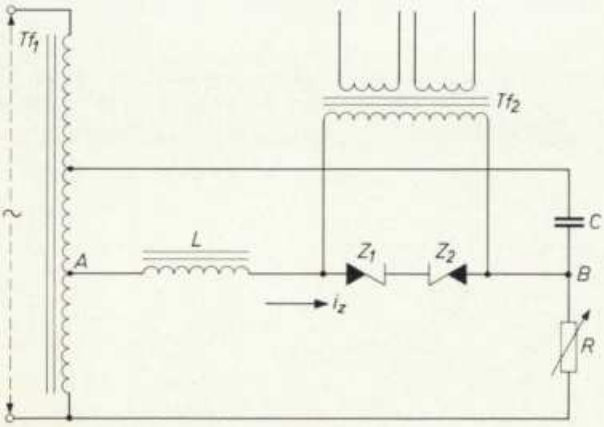


Fig. 5. Schakeling voor het opwekken van de stuursignalen voor de thyristors. Z_1 en Z_2 zijn zenerdiodes.

spanning geleidend. Door twee zenerdiodes met tegengestelde polariteit in serie te schakelen, bereikt men dat in beide richtingen de spanning een bepaalde waarde niet kan overschrijden. Een sinusvormige stroom veroorzaakt dan een blokspanning op de diodes. In *fig. 6a* is het verloop van de stroom door de zenerdiodes en

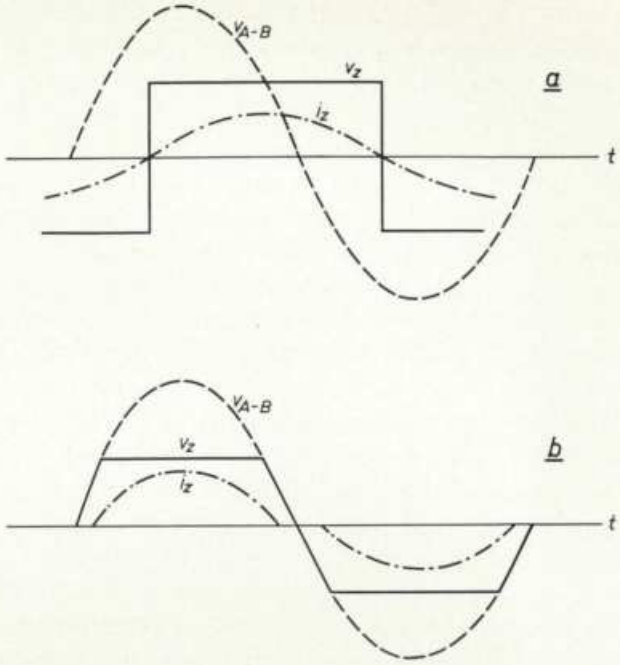


Fig. 6. Het verloop van de spanning v_{A-B} tussen de punten A en B in fig. 5, de spanning v_z op de zenerdiodes en de stroom i_z in deze diodes als functie van de tijd
a) voor de schakeling van fig. 5;
b) als in plaats van de smoorspoel L een weerstand gebruikt zou worden.

van de spanning op deze diodes, te zamen met de spanning tussen A en B, weergegeven. Twee blokspanningen in tegenfaze, zoals nodig zijn voor het sturen van de beide thyristors, worden verkregen met behulp van de transformator Tf_2, die twee secundaire wikkelingen heeft.

Men zou in serie met de zenerdiodes in plaats van een smoorspoel ook een weerstand kunnen schakelen. In dit geval zou echter een blokspanning met veel minder steile fronten worden verkregen. De steile fronten van de spanning op de zenerdiodes ontstaan doordat in de schakeling van fig. 5 de stroom in faze achter is bij de spanning v_{A-B}. Gaat de stroom in een bepaalde richting door nul, dan heeft deze spanning de zenerspanning in de andere richting reeds overschreden en treedt op de zenerdiodes direct een spanning met tegengestelde polariteit op. Dit zou niet het geval zijn als in plaats van de smoorspoel een weerstand was aangebracht. Stroom en spanning tussen A en B zijn dan in faze. De spanning v_z heeft dan de vorm van een „afgeplatte sinuskromme" en in de stroom treden onderbrekingen op. In fig. 6*b* zijn de desbetreffende krommen weergegeven.

De invloed van netspanningsvariaties

Wordt op de hierboven beschreven manier de stroom door een „TL" lamp gevarieerd, dan blijkt dat bij kleine waarden van de stroom het lichtniveau zeer gevoelig is voor kleine netspanningsvariaties, waardoor het licht een onrustige indruk kan maken. Ter illustratie van dit verschijnsel is in *fig. 7* als functie van ωt_1 (het ontsteekmoment, dus het ingestelde lichtniveau) uitgezet de procentuele vermindering van de gemiddelde stroom

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

(het verkregen lichtniveau) die optreedt bij een verlaging van de netspanning met 10%. De grote gevoeligheid van het lichtniveau in sterk gedimde toestand voor netspanningsfluctuaties komt in deze figuur duidelijk tot uiting.

De oorzaak van deze misschien wat verbluffende gevoeligheid voor netspanningsveranderingen is gelegen in de „TL" lampen. Door de constante grootte van de brandspanning gedraagt een dergelijke lamp zich niet als een constante weerstand; een vermindering van de stroom vergroot de vervangingsweerstand van de lamp. Bij de serieschakeling van een dergelijke lamp met een smoorspoel zal daarom een verlaging van de aangelegde spanning tot gevolg hebben dat de stroom in faze minder achter is ten opzichte van de spanning. Wil men nu bij de lagere spanning een zelfde stroomverloop verkrijgen als bij de hogere, dan zal een verlaging van de netspanning gepaard dienen te gaan met een vervroeging van het stuursignaal. Gebeurt dit laatste niet, dan komt bij de lagere netspanning het stuursignaal „te laat". Speciaal bij instelling op een laag lichtniveau heeft dit een sterke vermindering van de gemiddelde lampstroom ten gevolge. Een en ander is geïllustreerd

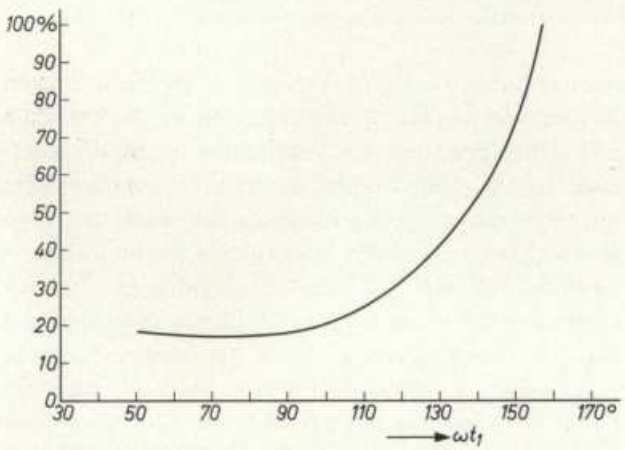


Fig. 7. Procentuele vermindering die bij een met 10% verlaagde netspanning optreedt in de stroom in een gedimde „TL" lamp als functie van het ontsteekmoment.

in *fig. 8*, waarin voor de nominale netspanning, en voor een 10% verlaagde waarde hiervan, het verloop van de stroom over een halve periode is getekend. In beide gevallen is aangenomen dat de thyristor geleidend wordt bij $\omega t_1 = 115°$. De veel kleinere gemiddelde waarde van i' ten opzichte van i betekent een veel geringere lichtopbrengst van de lamp. Wordt echter bij de lagere netspanning het stuursignaal zodanig vervroegd dat de thyristor geleidend wordt bij $\omega t_1' = 95°$, dan verloopt de stroom volgens de kromme i'', waarvan de gemiddelde waarde slechts weinig van die van i verschilt. Een verlaging van de netspanning heeft dan slechts weinig invloed op het lichtniveau.

Wordt voor het verkrijgen van de stuursignalen de schakeling van fig. 5 toegepast, dan wordt bij dalende netspanning automatisch een vervroeging van de stuursignalen verkregen. Immers, ook bij zenerdiodes is de spanning onafhankelijk van de stroom, en ook zij ge-

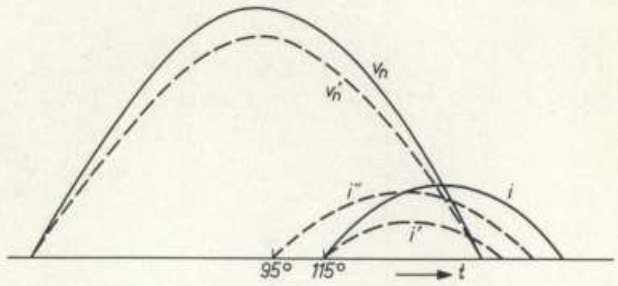


Fig. 8. Verloop van de netspanning en de lampstroom wanneer de thyristor geleidend wordt bij $\omega t_1 = 115°$. De krommen v_n en i gelden voor de nominale netspanning, de krommen v_n' en i' als de netspanning 10% lager is. De kromme i'' is de stroom die optreedt als men zorgt dat bij de lagere netspanning de thyristor reeds bij $\omega t_1 = 95°$ geleidend wordt.

dragen zich dus als weerstanden die toenemen bij een dalende stroom. Hierdoor zal bij een daling van de netspanning de fazeverschuiving van de spanning v_z ten opzichte van de spanning $v_{A\text{-}B}$ afnemen. De stuursignalen op de thyristors treden dan eerder op, en door een geschikte dimensionering van het geheel is bereikt dat de lampstroom binnen tamelijk ruime grenzen niet wordt beïnvloed door netspanningsfluctuaties. Ook bij geringe lichtsterkte wordt zodoende een rustig branden van de lampen verkregen.

Dimapparaat voor beperkt vermogen

Hoewel het in principe mogelijk is de stuurelektrodes van de beide antiparallel geschakelde thyristors aan te sluiten op de secundaire wikkelingen van de transformator Tf_2 uit fig. 5, is hieraan toch een bezwaar verbonden. De stuurstroom van een thyristor is nl. zo groot (b.v. 100 mA) dat deze niet verwaarloosbaar is ten opzichte van de stroom door de zenerdiodes. Een gevolg hiervan zou zijn dat de blokspanning waarmee de thyristors worden gestuurd, veel minder steile fronten zou krijgen. (Zoals reeds werd uiteengezet, kan hierdoor een onsymmetrisch verloop van de lampstroom ontstaan, wat een hinderlijke 50-Hz-rimpel in de lichtsterkte tot gevolg heeft.) Om voldoend steile fronten van het stuursignaal te kunnen handhaven, mag de stroom die een parallel met de zenerdiodes geschakelde keten opneemt, niet groter zijn dan ongeveer 5% van de stroom in de zenerdiodes. Ten einde met inachtneming van deze voorwaarde toch een voldoend grote stuurstroom voor de thyristors te verkrijgen, worden de beide blokspanningen die de schakeling van fig. 5 levert, via stroomversterkers aan de stuurelektrodes

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

van de thyristors toegevoerd. De schakeling van dit geheel is weergegeven in *fig. 9*, terwijl *fig. 10* een dimapparaat toont waarin deze schakeling is toegepast. Met een dergelijk toestel kan een aantal „TL" lampen bedraagt dan 2 kW, dan kan men een aantal dimapparaten volgens fig. 10 gebruiken. In de regel worden deze dan op verschillende fazen van een draaistroomnet aangesloten. Om de lichtsterkte van dit geheel met één

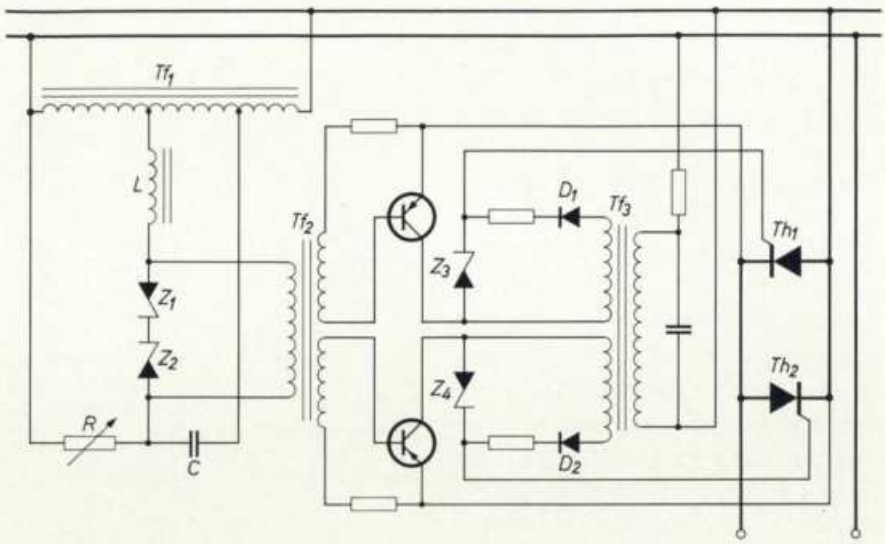


Fig. 9. Schakeling van een dimapparaat voor „TL" lampen. Op dit toestel kan een aantal lampen worden aangesloten met een totaal vermogen van 2 kW. Het linkergedeelte van de schakeling komt overeen met fig. 5. De beide transistors zijn stroomversterkers voor de stuursignalen die aan de thyristors Th_1 en Th_2 worden toegevoerd. De transformator Tf_3, de diodes D_1 en D_2 en de zenerdiodes Z_3 en Z_4 leveren de voedingsspanningen voor de transistors.

met een totaal vermogen van maximaal 2 kW worden geregeld. Er kunnen dus b.v. 50 „TL" lampen van 40 W op worden aangesloten. De weerstand *R*, waarmee de lichtsterkte van het geheel wordt ingesteld, kan op een willekeurige plaats, ook buiten het toestel, worden gemonteerd.

Regeling van grote vermogens

Is het aantal gelijktijdig te dimmen „TL" lampen zo groot dat het totale verbruik bij volle lichtsterkte meer

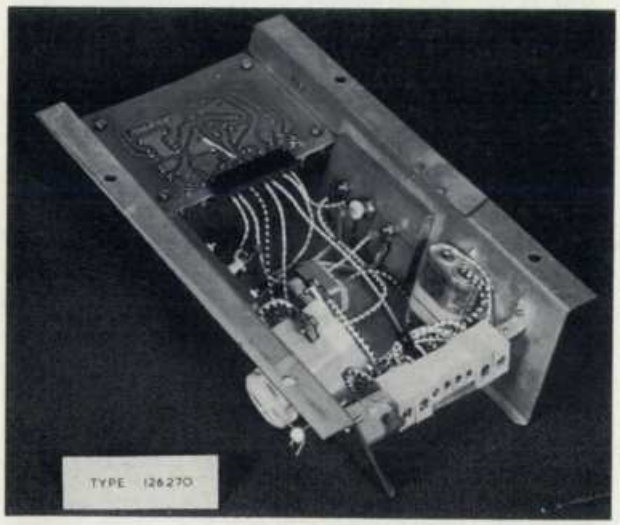


Fig. 10. Dimapparaat volgens de schakeling van fig. 9 in geopende toestand. In gesloten toestand zijn de afmetingen 21 × 35 × 8 cm.

knop te kunnen variëren, kan men de glijcontacten van de regelweerstanden op één as bevestigen. Bij een klein aantal dimapparaten (b.v. twee of drie) wordt dit inderdaad gedaan. Het is echter moeilijk om op deze wijze een gelijkmatige regeling van een groot aantal toestellen te verkrijgen, o.a. omdat hiervoor een zeer nauwkeurig „gelijklopen" van vele regelweerstanden en een zeer kleine spreiding tussen de verschillende dimapparaten nodig is. Om deze reden is voor het regelen van grote vermogens een speciaal apparaat gemaakt, waarvan *fig. 11* het schema weergeeft. Het instellen van de faze van de stuursignalen gebeurt hier niet met een variabele weerstand, maar met een transductor, in de figuur met *Td* aangeduid. Op iedere faze van het draaistroomnet wordt nu een dergelijke schakeling aangesloten. Het geheel is ondergebracht in een zg. „centrale stuurkast" (*fig. 12*). De stuurwikkelingen van de drie transductors worden in serie geschakeld, en door dit geheel wordt een gelijkstroom gevoerd. Door deze stroom te variëren, wordt de faze van alle stuursignalen, ieder ten opzichte van de ermee corresponderende netfaze, ingesteld. De signalen van de centrale stuurkast worden weer toegevoerd aan dimapparaten, die ieder een aantal lampen met een totaal vermogen van 2 kW kunnen regelen. Deze verschillen in zoverre van de toestellen van fig. 9 en 10 dat alleen het versterkerdeel en de thyristors nodig zijn. Het linkergedeelte uit het schema van fig. 9, dat de stuursignalen met variabele faze opwekt, is in dit

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

geval niet meer nodig; deze signalen worden immers door de centrale stuurkast geleverd. Op iedere faze van een centrale stuurkast kunnen 50 dimapparaten worden aangesloten, zodat hiermee een aantal lampen met een totaal vermogen van 300 kW kan worden gedimd.

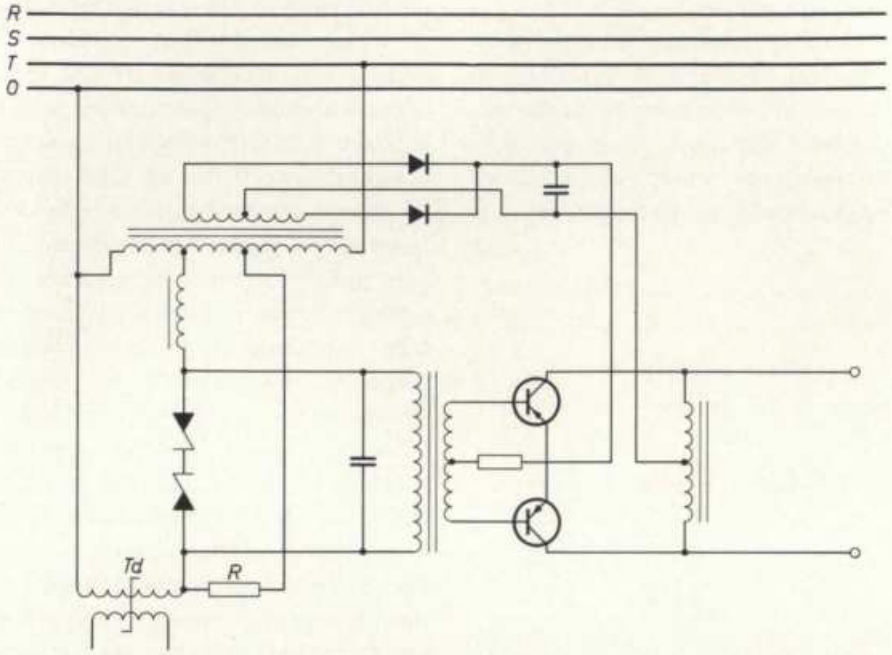


Fig. 11. Schakeling van één der drie delen van een centrale stuurkast. Op iedere faze van het draaistroomnet wordt een dergelijke schakeling aangesloten. Het regelen van de faze van de stuursignalen gebeurt met behulp van een variabele gelijkstroom in de in serie geschakelde regelwikkelingen van de transductors *Td*. Op een dergelijke stuurkast kunnen in totaal 3 × 50 dimapparaten worden aangesloten, die ieder een aantal „TL" lampen met een totaal vermogen van 2 kW kunnen regelen.

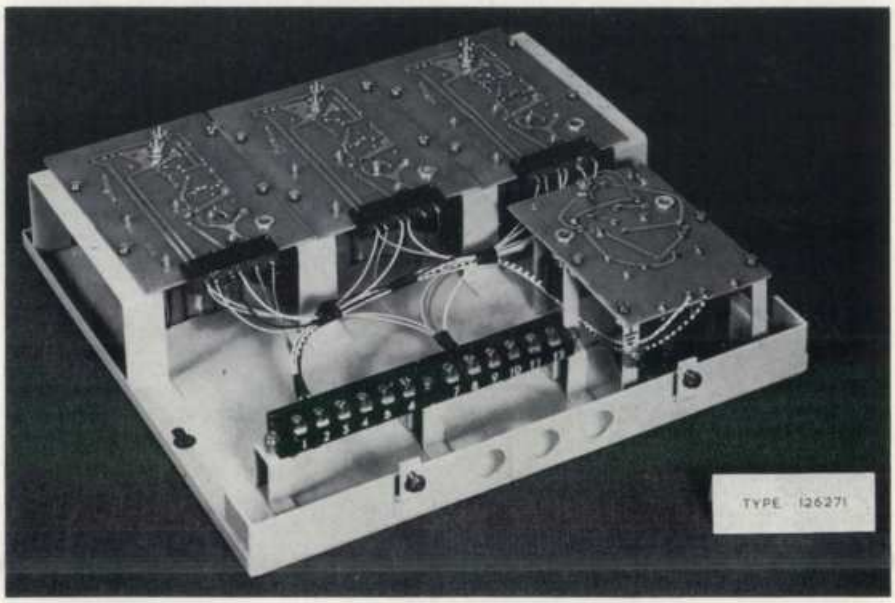


Fig. 12. Centrale stuurkast, waarop maximaal 3×50 dimapparaten kunnen worden aangesloten. Hiermee kan een aantal „TL" lampen met een vermogen tot 300 kW worden gedimd. In gesloten toestand zijn de afmetingen 35,6×35×8 cm.

Buitenverlichting

De toenemende belangstelling voor regelbare buitenverlichting met „TL" lampen, speciaal in verkeerstunnels, heeft het noodzakelijk gemaakt enkele vragen onder ogen te zien die bij binnenverlichting geen rol van betekenis spelen.

Allereerst moet men rekening houden met het feit dat buitenshuis vrij grote temperatuurvariaties optreden. Dit is van belang omdat de lichtstroom van een „TL" lamp tamelijk sterk afhankelijk is van de temperatuur van de glaswand. In *fig. 13* geeft de kromme Φ voor „TL" lampen van 65 W deze afhankelijkheid op

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

een relatieve schaal weer. Hierbij is de netspanning constant gehouden. De effectieve waarden van de lampspanning, de stroom en het verbruikte vermogen zijn eveneens in de figuur aangegeven.

Wij zien uit fig. 13 dat de maximale lichtstroom geleverd wordt bij een wandtemperatuur van ongeveer 40 °C. Deze wordt bereikt als de lamp bij kamertemperatuur (22 °C) brandt. Bij hogere, maar vooral bij lagere temperatuur wordt de lichtopbrengst kleiner. Dit laatste is bij buitenverlichting meestal het geval; in

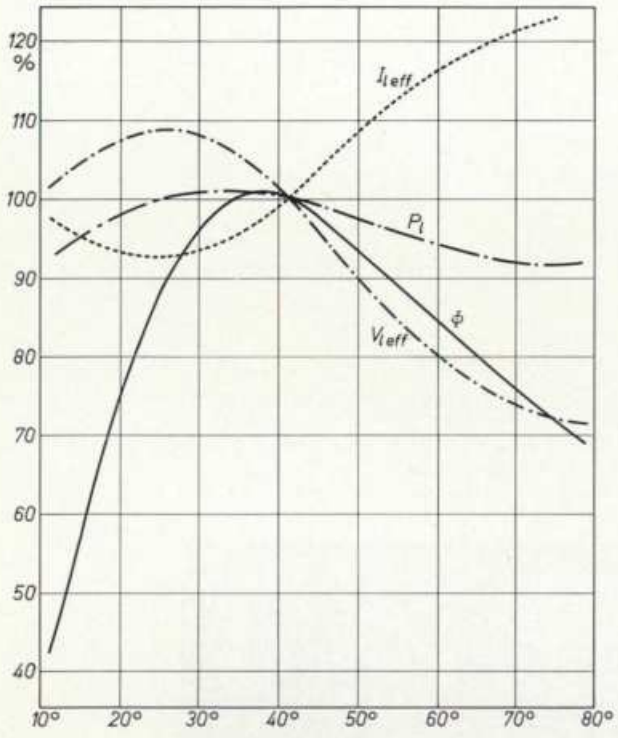


Fig. 13. Lichtstroom Φ, effectieve waarde van de lampspanning $v_{l\,eff}$, van de lampstroom $i_{l\,eff}$ en het vermogen P_l van een „TL" lamp als functie van de temperatuur van de glaswand. De lamp is met voorschakelsmoorspoel aangesloten op een net met constante spanning.

de meeste landen ligt de gemiddelde temperatuur veel lager dan 22 °C.

Om de lichtopbrengst van „TL" lampen bij lage omgevingstemperaturen te verhogen, moet dus de wandtemperatuur worden verhoogd. Een eenvoudig middel hiervoor bestaat uit het plaatsen van de lampen in een gesloten armatuur. Op deze wijze kan bereikt worden dat de wandtemperatuur van met volle lichtsterkte brandende lampen ongeveer 30° boven de omgevingstemperatuur ligt. Een gemiddelde jaartemperatuur van 10 ° aannemend, bereikt men dus zo weer de optimale wandtemperatuur. Door de grote warmtecapaciteit geeft een dergelijk geheel ook bescherming tegen lichtstroomvariaties bij snelle temperatuurschommelingen.

De temperatuurverhoging in een gesloten armatuur treedt uiteraard alleen op als de lampen de maximale lichtstroom leveren. In gedimde toestand is de warmteontwikkeling en dus ook de temperatuurverhoging van de wand, minder groot. Hierdoor daalt de lichtopbrengst met afnemende stroom veel sterker dan bij constante wandtemperatuur het geval zou zijn. Om een bepaalde relatieve vermindering van het lichtniveau te bereiken, behoeft dus bij lage omgevingstemperatuur de stroom door de lampen niet zo sterk te worden verlaagd als bij hogere temperaturen. Dit is een gunstige omstandigheid; het is nl. gebleken dat de beschreven methode om de gemiddelde lampstroom te regelen bij lage temperatuur slechts in beperkte mate kan worden toegepast. Terwijl men bij kamertemperatuur de stroom, en dus ook het lichtniveau, continu tot nul kan laten dalen, treedt bij lage temperaturen bij een vermindering van de lampstroom vrij spoedig een onstabiel branden (flikkeren) van de lamp op. De oorzaak hiervan is het feit dat bij een lage wandtemperatuur de kwikdampdruk in de lamp te laag is om deze stabiel te doen branden. Zo treedt b.v. bij een wandtemperatuur van 0 °C reeds flikkeren van het licht op als men de stroom op 45% van de nominale waarde instelt; bij −10 °C is dit zelfs al het geval bij 70% van de nominale stroom.

Ondanks de genoemde beperking in het toelaatbare *stroom*regelgebied bij lage temperaturen kan men nu, dank zij het genoemde effect, toch een voldoend grote variatie in het *licht*niveau realiseren. Het is gebleken dat ook bij de meest ongunstige temperatuur „TL" lampen van 65 W kunnen worden gedimd tot een lichtstroom van 9% van de maximale waarde zonder dat hierbij flikkeren van de lampen optreedt. Bij „TL" lampen van 40 W is deze waarde zelfs 4%.

Automatische regeling

Bij verkeerstunnels moet het lichtniveau in de tunnel worden aangepast aan dat buiten de tunnel [4]. Het spreekt wel vanzelf dat hiervoor een automatische regeling gewenst is, enerzijds omdat de sterkte van het buitenlicht vrij grote onverwachte variaties kan vertonen, maar ook omdat bij het instellen van een bepaalde lampstroom het lichtniveau in de tunnel nog niet vastligt; dit hangt immers nog van de temperatuur af. Een automatisch werkend regelsysteem dient dus inderdaad het *licht*niveau binnen de tunnel te regelen; een instelling van de *stroom* door de lampen is niet voldoende.

Een schakeling waarmee een goede regeling verkregen wordt, is in *fig. 14* getekend. Buiten zowel als binnen de tunnel bevinden zich een aantal lichtgevoelige weerstanden. Deze zijn opgenomen in de takken R_1 en

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

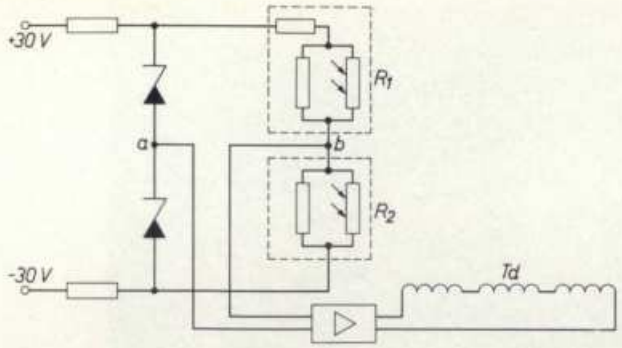


Fig. 14. Schakeling voor het automatisch regelen van het lichtniveau in een verkeerstunnel als functie van de lichtsterkte buiten de tunnel. In ieder van de weerstandscombinaties R_1 en R_2 is een aantal lichtgevoelige weerstanden opgenomen. (Slechts één hiervan is getekend.) R_1 en R_2 zijn respectievelijk buiten en binnen de tunnel geplaatst. Met *Td* zijn de regelwikkelingen aangeduid van de drie transductors van een centrale stuurkast (zie fig. 11).

R_2 van een brugschakeling, waarvan de andere takken worden gevormd door twee zenerdiodes. De brugspanning wordt toegevoerd aan een versterker, die de stroom door de transductors van een centrale regelkast levert. De bedoeling is dat de brugschakeling steeds vrijwel in evenwicht is en de ingangsspanning van de versterker dus klein is. Stijgt nu b.v. het lichtniveau buiten, dan wordt R_1 kleiner. Het spanningsverschil tussen *a* en *b* neemt toe en de versterker levert een grotere stroom aan de transductors. Hierdoor neemt het lichtniveau in de tunnel ook toe, zodat ook R_2 afneemt en de brugschakeling weer vrijwel in evenwicht komt. Met enige benadering kan worden gezegd dat de verhouding van binnen- en buitenverlichting zich steeds zodanig instelt dat R_1 gelijk is aan R_2. Door een geschikte keuze van de verschillende weerstanden kan een bepaald verband tussen de beide lichtniveaus worden gerealiseerd. In

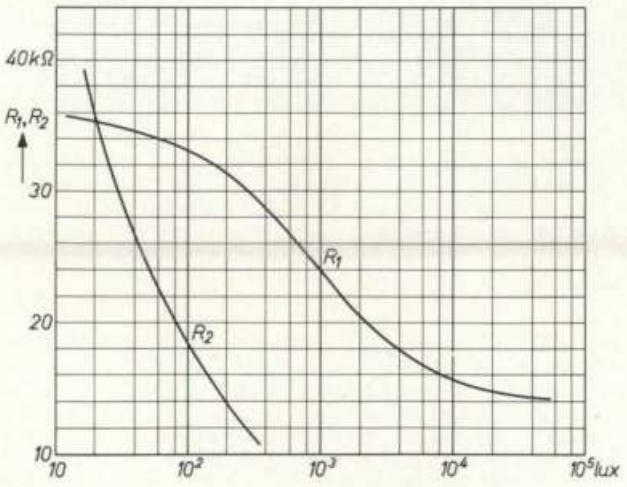


Fig. 15. Grootte van de weerstandscombinaties R_1 en R_2 van de schakeling volgens fig. 14 als functie van het lichtniveau buiten en binnen de tunnel. Afhankelijk van het buitenlicht varieert het lichtniveau in de tunnel tussen 20 en 200 lux.

fig. 15 zijn voor een aan de praktijk ontleend geval R_1 en R_2 uitgezet als functie van het lichtniveau. Door buiten de tunnel bij de lichtgevoelige weerstanden zowel een parallel- als een serieweerstand aan te brengen, heeft men bereikt dat R_1 kan variëren van maximaal 36 kΩ tot minimaal 14 kΩ. R_2, die bestaat uit de parallelschakeling van enkele lichtgevoelige weerstanden en een normale weerstand, kan sterker variëren. Omdat echter de binnenverlichting steeds zodanig wordt ingesteld dat R_1 gelijk is aan R_2, zal de laatstgenoemde weerstand ook maximaal 36 kΩ en minimaal 14 kΩ zijn. Het lichtniveau binnen zal dus geregeld worden tussen 20 en 200 lux.

De buiten de tunnel geplaatste weerstandscombinatie R_1 wordt ondergebracht in een waterdicht gesloten armatuur (*fig. 16*). Om te voorkomen dat dit door

Fig. 16. Armatuur waarin de weerstandscombinatie R_1 (zie fig. 14) is geplaatst. Ter voorkoming van verduistering door sneeuw is het toestel voorzien van verwarming die met een thermostaat wordt geregeld. Op de voorgrond een lichtgevoelige weerstand.

sneeuw bedekt zou worden, waardoor een ongewenste daling van het lichtniveau in de tunnel zou ontstaan, wordt een dergelijk armatuur verwarmd. Een thermostaat houdt de temperatuur op een constante waarde.

De weerstandscombinatie R_2 is verdeeld over enkele lamparmaturen (*fig. 17*). Vóór de lichtgevoelige weer-

[4] Zie hieromtrent D. A. Schreuder, Het verlichten van tunnelingangen, fysiologisch-optisch beschouwd, Philips techn. T. **27**, 67-77, 1965/66 (no. 3).

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

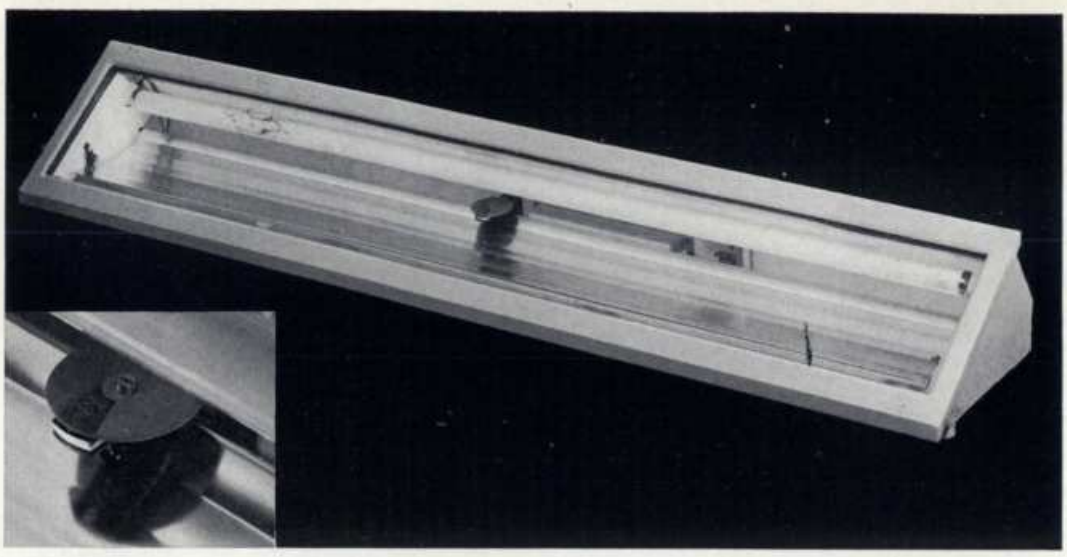


Fig. 17. De weerstandscombinatie R_2 (zie fig. 14) is verdeeld over de armaturen van enkele „TL" lampen. De draaibare schijfjes hebben een tangentieel verlopend doorlatingsvermogen voor licht. Hiermede kan de mate waarin de lichtgevoelige weerstanden van de lampen licht ontvangen, worden gevarieerd.

standen zijn hier draaibare schijfjes aangebracht waarvan het doorlatingsvermogen voor licht in tangentiële richting verloopt. Door deze schijfjes te draaien, kan een bepaald verband tussen het lichtniveau en R_2, en dus ook tussen buitenlicht en binnenverlichting worden ingesteld.

Installaties volgens het beschreven principe worden reeds toegepast in enkele verkeerstunnels, met name in de Leobentunnel in Oostenrijk en hier te lande in de Coentunnel. *Fig. 18* toont een aantal dimapparaten dat in de laatstgenoemde tunnel in gebruik is. Ook de IJ-tunnel wordt van een dergelijke installatie voorzien.

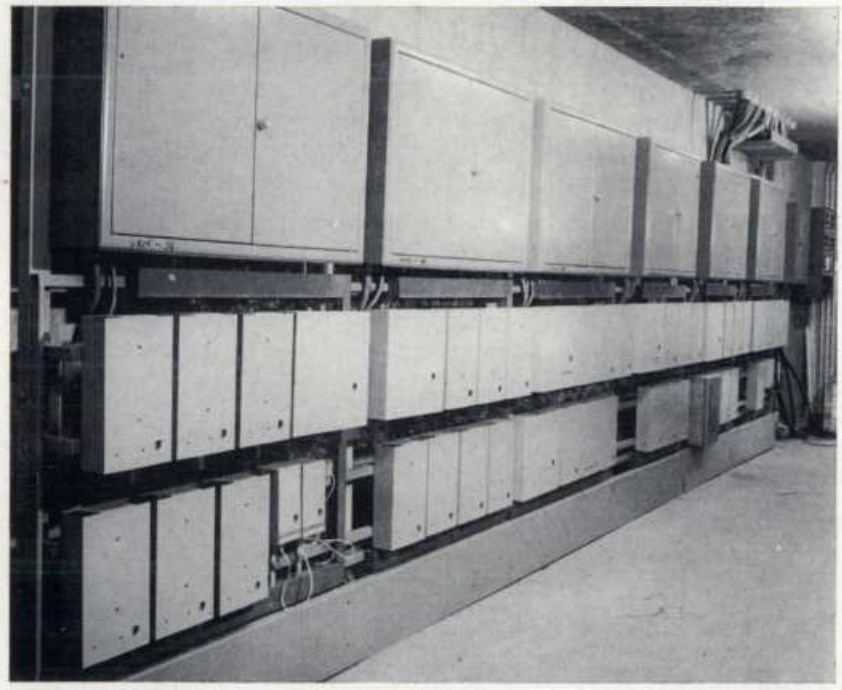


Fig. 18. Een aantal dimapparaten en centrale stuurkasten in gebruik voor de automatische regeling van het lichtniveau in de zuidelijke helft van de Coentunnel. De kasten in de bovenste rij bevatten zekeringen. Voor de noordelijke helft van de tunnel is eenzelfde aantal toestellen aanwezig.

Samenvatting. In moderne apparaten voor het dimmen van „TL" lampen bieden thyristors belangrijke voordelen ten opzichte van de vroeger gebruikte thyratrons. Na een inleiding over de wijze waarop men „TL" lampen kan dimmen, worden enkele hiervoor toegepaste toestellen besproken. Dit zijn een dimapparaat waarop een aantal lampen met een totaal vermogen tot 2 kW kan worden aangesloten, en een centrale stuurkast waarmee desgewenst 150 van deze dimapparaten tegelijk bediend kunnen worden. Bij het gebruik van „TL" lampen buitenshuis moet rekening worden gehouden met het feit dat de omgevingstemperatuur van de lampen vrij sterk kan variëren en ook gemiddeld lager is dan kamertemperatuur. De gemiddelde lichtopbrengst kan hier worden verhoogd door de lampen in een gesloten armatuur te plaatsen. Ondanks het feit dat bij lage temperaturen de stroom in een „TL" lamp slechts in beperkte mate kan worden verminderd zonder dat de lamp gaat flikkeren, is toch een voor de praktijk voldoend grote variatie van het lichtniveau te bereiken. Ten slotte wordt een schakeling besproken waarmee het lichtniveau in een verkeerstunnel geregeld kan worden in afhankelijkheid van het buitenlicht.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

Bundel-plasmaversterkbuizen

M. T. Vlaardingerbroek en K. R. U. Weimer

533.9:621.375:621.385

De laatste decennia zijn „plasma's" (geïoniseerde gassen) en de wisselwerking daarvan met elektromagnetische golven en met bundels van ladingdragers sterk in de belangstelling gekomen. Het streven om eens te komen tot het beheersen van fusiereacties tussen atoomkernen is daar niet vreemd aan geweest, maar er waren ook geheel andere motieven. Zo was er b.v. een zuiver wetenschappelijke belangstelling voor plasma's van de zijde der astrofysici, terwijl anderzijds technici zich afvroegen of de interactie tussen een plasma en een elektronenbundel te gebruiken zou zijn voor het versterken van microgolven. In het hier volgende artikel worden versterkbuizen beschreven waarvan de werking op deze interactie berust. Hoewel deze buizen een zeer hoge versterking en een grote bandbreedte hebben, zijn de vooruitzichten voor praktische toepassing niet gunstig door de aanwezigheid van stooreffecten van fundamentele aard. Het onderzoek daarvan heeft wel enige interessante resultaten opgeleverd voor de plasmafysica in het algemeen.

Ontdekking en onderzoek van plasmatrillingen

Omstreeks 1925 vonden Langmuir en Mott-Smith [1] dat er in een niet-zelfstandige gasontlading van lage druk elektronen kunnen voorkomen die een hogere snelheid hebben dan met de potentiaal ter plaatse overeenkomt. Aangezien bij hun experimenten de gemiddelde vrije weglengte van de elektronen veel groter was dan de afmetingen van de ontladingsruimte, konden deze hoge snelheden niet het gevolg zijn van botsingen.

Reeds direct kwam het idee op dat de verklaring gezocht zou moeten worden in de aanwezigheid van trillingen van de ladingdragers in de ontlading, maar aanvankelijk kon men dit niet aantonen.

Door een lecherleiding met aangepast detectiekristal te koppelen aan een gasontlading, kon Penning [2] aantonen dat er in een geïoniseerd gas waarin de concentraties van de positieve en de negatieve ladingdragers even groot zijn, inderdaad trillingen kunnen optreden. Deze trillingen bleken een zeer bepaalde frequentie te hebben. Langmuir herhaalde Pennings metingen en publiceerde in 1929 samen met Tonks een nadien beroemd geworden artikel daarover [3]. Hierin werd afgeleid, dat de hoekfrequentie ω_p van de plasmatrillingen van het elektronengas uitsluitend afhangt van de ladingsdichtheid ϱ_0 van dit gas, en wel volgens de formule:

$$\omega_p^2 = \frac{e\varrho_0}{m\varepsilon_0}. \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (1a)$$

Hierin zijn e en m resp. de lading en de massa van het elektron en ε_0 de diëlektrische constante van het vacuüm. Drukt men de ladingsdichtheid uit in n_0, het aantal elektronen/cm^3, dan volgt uit (1a) voor de frequentie f_p van de plasmatrillingen:

$$f_p = 8980\sqrt{n_0}. \quad \ldots\ldots\ldots \quad (1b)$$

Uit de door Langmuir gegeven theorie volgt dat de trillingen zich onder normale omstandigheden niet zelfstandig voortplanten: een om zijn evenwichtsstand trillende groep van elektronen moet beschouwd worden als een geïsoleerde harmonische oscillator. Wel is het natuurlijk denkbaar — en, naar zal blijken, ook mogelijk — dat diverse groepen van elektronen op zodanige wijze na elkaar in trilling gebracht worden dat het geheel het uiterlijk van een golfverschijnsel krijgt.

Voor een beschrijving van het gedrag van de elektronen in een plasma als boven bedoeld, kan men het volgende beeld gebruiken. We beginnen met te veronderstellen dat de ionen, omdat ze veel zwaarder zijn dan elektronen, onbeweeglijk zijn. Verder zijn ze uniform over de ruimte verdeeld, de ladingsdichtheid zij n_0e. Binnen dit „rooster" van ionen bevinden zich, eveneens uniform verdeeld, de elektronen (ladingsdichtheid $-n_0e$), maar deze kunnen zich bewegen. Stel nu dat in een oneindig uitgebreid plasma de elektronen van een laag ter dikte d zich verplaatsen over een afstand ζ in de richting loodrecht op de grensvlakken van de laag, de z-richting in *fig. 1*. Er ontstaat dan aan de ene kant een laagje ter dikte ζ waarin zich alleen nog ionen bevinden, en op een afstand d een even dik laagje waarin de elektronenconcentratie verdubbeld is. De krachtlijnen die tussen beide laagjes lopen, zijn, doordat het systeem oneindig uitgebreid is, evenwijdig met de z-as.

Dr. ir. M. T. Vlaardingerbroek en dr. K. R. U. Weimer, medewerkers van Philips' Natuurkundig Laboratorium, Eindhoven. — Dr. Weimer is in juni 1966 onverwachts overleden.

[1] I. Langmuir, Phys. Rev. **26**, 585, 1925.
[2] F. M. Penning, Physica (N.T.N.) **6**, 241, 1926.
[3] L. Tonks en I. Langmuir, Phys. Rev. **33**, 195, 1929.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

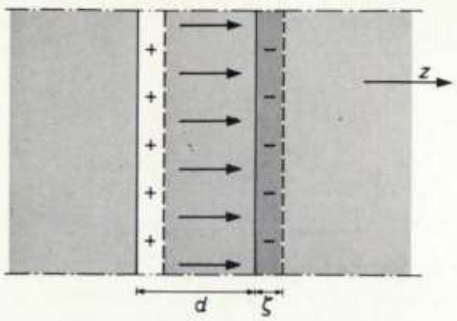


Fig. 1. Ter verklaring van de aard van plasmatrillingen.

Voor de veldsterkte F in dit homogene elektrische veld geldt:

$$F = \frac{n_0 e \zeta}{\varepsilon_0}. \quad \ldots\ldots\ldots \quad (2)$$

Uit deze vergelijking blijkt direct dat de verplaatste elektronen, zodra ze losgelaten worden, een harmonische trilling zullen gaan uitvoeren; de terugdrijvende kracht $-Fe$ is immers evenredig met de uitwijking ζ. De bewegingsvergelijking van de elektronen luidt:

$$m\partial^2 z/\partial t^2 = -Fe = -\frac{n_0 e^2 \zeta}{\varepsilon_0}, \quad \ldots \quad (3a)$$

ofwel:

$$m\partial^2 z/\partial t^2 + \frac{n_0 e^2 \zeta}{\varepsilon_0} = 0. \quad \ldots\ldots \quad (3b)$$

Hieruit volgt voor de frequentie [4]:

$$f_p = \frac{1}{2\pi}\sqrt{n_0 e^2/m\varepsilon_0} = 8980\sqrt{n_0}. \quad \ldots \quad (1b)$$

Wat de proeven van Langmuir c.s. en Penning nog niet opgelost hadden, was de vraag op welke wijze plasmatrillingen ontstaan en hoe ze kunstmatig veroorzaakt kunnen worden. Ca. 15 jaar geleden is duidelijk geworden dat plasmatrillingen kunnen ontstaan wanneer een bundel elektronen zich door het plasma beweegt, en dat een periodieke variatie van de ladingsdichtheid van de bundel dan geleidelijk sterker wordt [5]. Toen dit eenmaal gevonden was, heeft men uiteraard getracht een op deze verschijnselen berustende microgolfversterker te construeren. Aanvankelijk gelukte dat niet, maar in 1957 boekten Boyd, Field en Gould succes [6] met een opstelling die schematisch is weergegeven in *fig. 2*. Door middel van een, met een ingangsgolfpijp capacitief gekoppelde, spiraal werd de bundel gemoduleerd met een frequentie in de buurt van de plasmafrequentie. Vervolgens passeerde de gemoduleerde bundel een kwikontlading (druk ca. 2×10^{-3} Torr) en ten slotte een tweede spiraal, die gekoppeld was met een uitgangsgolfpijp.

De beide spiralen fungeren als vertragingslijn: ze hebben een zodanige diameter en spoed dat de fazesnelheid van de elektromagnetische golven in de asrichting ongeveer gelijk is aan de snelheid van de bundelelektronen. Dit is noodzakelijk voor een goede afgifte van energie door de spiraal aan de elektronenbundel (en vice versa). Doordat de snelheden ongeveer gelijk zijn, ondergaan de elektronen geruime tijd de invloed van hetzelfde veld. Met een golfpijp alléén is dat niet realiseerbaar. Hieronder komen we op dit belangrijke punt terug.

Uit theoretisch en experimenteel onderzoek in het Philipslaboratorium te Eindhoven is de laatste jaren o.m. gebleken dat het niet nodig is dat het moduleren van de bundel plaatsvindt vóór dat deze het plasma binnengaat: de ingangsspiraal mag dus ook het plasma omvatten, en hetzelfde geldt voor de uitgangsspiraal.

Verder is gebleken dat het in principe niet noodzakelijk is het plasma afzonderlijk te creëren door middel van een gasontlading. Het is voldoende de elektronenbundel door een gas van geschikte druk te laten gaan. Langs zijn baan ioniseert de bundel een aantal gasatomen en deze kunnen blijkbaar de functie van het plasma in voldoende mate vervullen. Schematisch vindt men een en ander voorgesteld in *fig. 3*. Zoals men ziet, vertoont de in deze figuur geschetste buis een zekere overeenkomst met een lopendegolfbuis [7]. Om divergeren van de bundel te voorkomen, bevindt het geheel zich in een longitudinaal magneetveld.

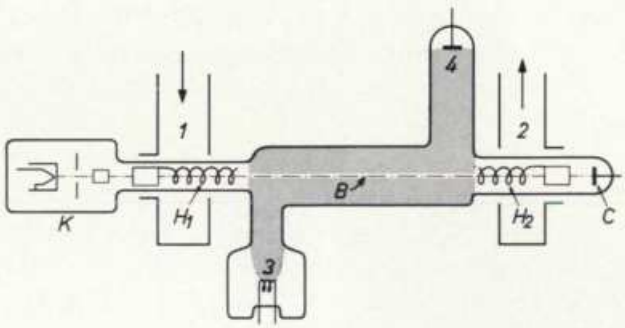


Fig. 2. De versterkbuis van Boyd, Field en Gould [6]. De bundel wordt gemoduleerd en het uitgangssignaal wordt afgenomen met behulp van een spiraal. Het plasma wordt verkregen door tussen twee hulpelektrodes een gasontlading (geschaduwd) te doen plaatsvinden. *K* kanon. *B* elektronenbundel. *C* collector. H_1 en H_2 ingangs- resp. uitgangsspiraal. *1* ingangsgolfpijp. *2* uitgangsgolfpijp. *3* hulpkatode voor gasontlading. *4* hulpanode voor gasontlading.

Het onderzoek van het gedrag van plasma's en van de wisselwerking tussen een plasma en een bundel geladen deeltjes is niet alleen van belang in verband met de mogelijkheid dat daar in principe de ontwikkeling van nieuwe versterkbuizen voor microgolven uit kan voortkomen. De plasmafysica is ook een der voornaamste pijlers van de *astrofysica*. Zo heeft men het verschijnsel dat tijdens het optreden van zonnevlekken de emissie van radiogolven door de zon sterker is dan anders, kunnen verklaren uit de wisselwerking tussen de bij een zonne-eruptie uitgestoten wolk geïoniseerd gas en het plasma van de corona [8].

Niet minder belangrijk is kennis van het gedrag van plasma's in verband met het onderzoek naar de mogelijkheid om fusie van atoomkernen op beheerste

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

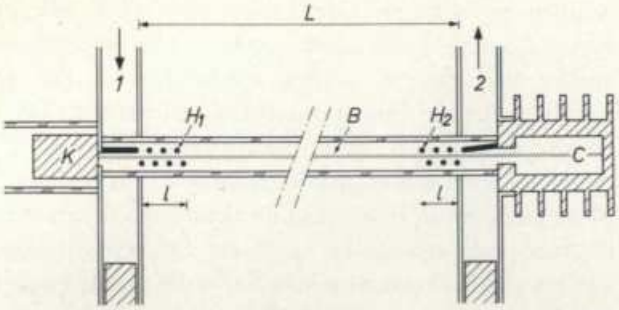


Fig. 3. Schematische voorstelling van een buis waarin de bundel zèlf het plasma creëert. De letters en cijfers hebben dezelfde betekenis als in fig. 2. Verder is L de lengte van het systeem van spiralen, bundel en plasma en l die van de spiralen.

wijze te laten verlopen. Een van de hoofdproblemen hierbij is het opwekken van de voor kernfusie vereiste zeer hoge temperaturen (10^7 à 10^8 °C). Het onderzoek van bundel-plasmasystemen kan mogelijk een bijdrage leveren tot de oplossing daarvan, omdat men er iets mee te weten kan komen over de omzetting van de „gerichte" energie van de bundelelektronen in „ongerichte" (thermische) energie van de plasmadeeltjes.

In dit artikel willen we ons beperken tot het terrein van de versterking van microgolven door bundel-plasmabuizen [9]. Daarbij zal blijken dat met deze buizen enerzijds een uiterst hoge versterking mogelijk is en dat ze een flinke bandbreedte kunnen hebben, maar dat er anderzijds ook nadelen aan kleven die praktische toepassing tot nu toe helaas in de weg staan: ze vertonen een vrij sterke ruis en verder treden er bij opvoering van het ingangsvermogen hinderlijke laagfrequente trillingen in op.

De wisselwerking tussen bundel, plasma en spiraal

Ruimteladingswisselwerking tussen bundel en plasma

Stel dat we een bundel hebben waarvan alle elektronen zich met gelijke snelheid in dezelfde richting bewegen en dat deze bundel, evenals in een klystron, twee dicht bij elkaar geplaatste roosters passeert waartussen een kleine hoogfrequente wisselspanning is aangelegd. Bij het passeren van deze zg. modulatieroosters wordt een elektron, al naar de faze van het veld, versneld of vertraagd; de bundel ondergaat dus een zekere periodieke snelheidsmodulatie. Vervolgens zullen de versnelde elektronen de vertraagde geleidelijk inhalen, zodat er in de bundel verdichtingen (Engels: bunches) ontstaan. Deze verdichtingen bewegen zich ongeveer met de snelheid van de bundel.

Met het ontstaan van de verdichtingen gaat uiteraard het optreden van elektrische krachten gepaard. Doordat gelijknamige ladingen elkaar afstoten, werken deze ruimteladingskrachten het inhaaleffect tegen en doen het op den duur geheel teniet. We hebben dan weer de oorspronkelijke toestand terug: een bundel met gelijkmatige dichtheid en met snelheidsmodulatie. Vervolgens herhaalt het gehele spel zich, enz. Het uiteindelijke effect van de modulatieroosters is dus dat er in de bundel ruimteladingsgolven ontstaan — het karakter daarvan is geheel identiek met dat van de ruimteladingsgolven in het plasma: voor een waarnemer die zich met de snelheid van de elektronen met de bundel meebeweegt, staan ze eveneens stil. De afstand langs de bundelas na welke hetzelfde modulatiepatroon zich in amplitude en faze herhaalt, noemt men de plasmagolflengte van de bundel. De maximumwaarde van de ladingsdichtheid hangt uiteraard af van de amplitude van de hoogfrequente spanning die op de modulatieroosters staat [10].

Vatten we nu het gebeuren in het oog op een bepaald vast punt van de lijn waarlangs de bundelelektronen zich bewegen, dan zien we daar, als de frequentie van het modulatiesignaal f is, per seconde f verdichtingen passeren. De eerder genoemde elektrische velden verplaatsen zich uiteraard even snel als de verdichtingen waarmee ze corresponderen, zodat in zo'n vast punt de veldsterkte beurtelings naar voren en naar achteren gericht is, eveneens wisselend met frequentie f. Een zich in dat punt bevindend stilstaand elektron zal dus onder invloed van de passerende verdichtingen in trilling geraken.

Om nu te zien wat er gebeurt wanneer de bundel op zijn weg niet één stilstaand elektron ontmoet, maar zich door een plasma beweegt, recapituleren we kort hoe een systeem dat een zekere eigen frequentie heeft, zich gedraagt als het wordt blootgesteld aan een periodiek variërende uitwendige kracht; in tegenstelling met een geïsoleerd elektron in een veldvrije ruimte, is een groep elektronen in een plasma immers als een dergelijk systeem te beschouwen. (Wiskundig wordt de situatie dan beschreven door een formule van de vorm van (3b) waarin in het rechterlid in plaats van nul een uitdrukking staat die de periodieke uitwendige kracht be-

[4] Een meer algemene afleiding van deze formule kan men o.a. vinden in het aangehaalde artikel [3].

[5] De eerste aanwijzingen hieromtrent verkreeg A. V. Haeff (Phys. Rev. **74**, 1532, 1948; zie ook Proc. I.R.E. **37**, 4, 1949) bij een onderzoek dat ten doel had effecten te vinden die oorzaak zouden kunnen zijn van de radiostraling van de zon. Onafhankelijk van Haeff vonden J. R. Pierce en W. B. Hebenstreit (Bell Syst. tech. J. **28**, 33, 1949) hetzelfde bij een onderzoek van de voortplanting van ruisfluctuaties in een niet-homogene elektronenbundel.

[6] G. D. Boyd, L. M. Field en R. W. Gould, Phys. Rev. **109**, 1393, 1958.

[7] Zie hiervoor b.v. B. B. van Iperen, Philips techn. T. **11**, 225, 1949.

[8] A. V. Haeff, Phys. Rev. **75**, 1546, 1949.

[9] Tot de constructie van deze buizen en de metingen eraan is een belangrijke bijdrage geleverd door H. Bodt en J. A. L. Potgiesser van dit laboratorium.

[10] Een uitvoerige beschouwing over ruimteladingsgolven in elektronenbundels kan men vinden in H. Groendijk, T. Ned. Radiogenootschap **26**, 51, 1961. Zie ook A. H. W. Beck, Space-charge waves, Pergamon Press, Londen 1958.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

schrijft.) In *fig. 4* vindt men het bedoelde gedrag grafisch voorgesteld. Als de frequentie f van de uitwendige kracht zeer hoog is, is de amplitude A van het systeem nagenoeg gelijk aan nul. Met afnemende f neemt A toe, totdat f de waarde f_{res} van de eigenfrequentie bereikt. Bij deze frequentie wordt A theoretisch oneindig groot. In de praktijk wordt de grootte ervan beperkt, o.a. doordat bij grote amplitude niet-lineaire effecten een rol gaan spelen, die bij kleine A verwaarloosbaar zijn. Daalt f verder, dan neemt de amplitude A weer af,

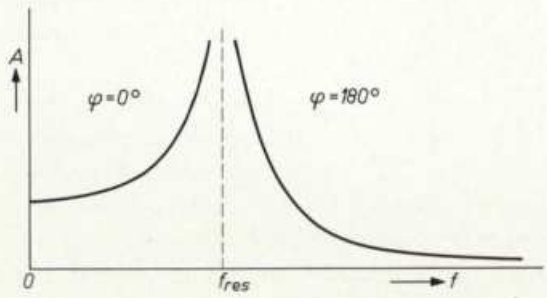


Fig. 4. Het verloop van de amplitude A van een systeem met eigen frequentie f_{res} met de frequentie f van een periodiek variërende kracht waaraan het is blootgesteld. Bij $f = f_{res}$ is de amplitude zeer groot (resonantie). Wordt f zeer veel groter dan f_{res}, dan nadert A tot nul. Voor $f < f_{res}$ nadert A bij afnemende frequentie daarentegen tot een van nul verschillende waarde. Het fazeverschil φ tussen de drijvende kracht en de trilling van het systeem is in het ene frequentiegebied 0° en in het andere 180°.

maar blijft steeds groter dan nul. Voor $f > f_{res}$ is het fazeverschil φ tussen de drijvende kracht en de trilling van het systeem gelijk aan 180°, voor $f < f_{res}$ is $\varphi = 0$.

De wisselwerking tussen een plasma en een gemoduleerde elektronenbundel ziet er dus als volgt uit. Is de modulatiefrequentie f van de bundel veel groter dan de plasmafrequentie f_p, dan zullen de plasma-elektronen nauwelijks reageren. De bundel ondervindt dan bijna geen invloed van het plasma; hij beweegt zich door het plasma heen zonder dat er een merkbare wisselwerking optreedt. Laten we de signaalfrequentie f nu afnemen, zodat deze de plasmafrequentie f_p van bovenaf nadert, dan gaan de plasma-elektronen geleidelijk sterker meetrillen, maar in tegenfaze met de kracht die ze ondervinden ($\varphi = 180°$; zie fig. 4). Er ontstaan in het plasma verdichtingen en verdunningen zodanig dat deze juist daar terechtkomen waar ook de bundel verdichtingen en verdunningen heeft. Deze verdichtingen en verdunningen van het plasma lopen precies met die van de bundel mee, maar worden dus tot stand gebracht door elektronen die om een vaste plaats trillen en gemiddeld in de tijd stilstaan.

Doordat de verdichtingen samenvallen ($\varphi = 180°$), versterken de trillende plasma-elektronen het elektrische veld dat veroorzaakt wordt door de dichtheidsverschillen in de bundel. De verdichtingen in de bundel lopen dientengevolge sneller uiteen — en er ontstaan sneller weer nieuwe —, dan zonder plasma, dus de plasmagolflengte van de bundel wordt kleiner. Als f de waarde f_p nadert, nadert deze golflengte tot nul.

Is daarentegen de signaalfrequentie f kleiner dan de plasmafrequentie, dan trillen de elektronen *in faze* met de genoemde elektrische krachten. De verdichtingen van het plasma komen nu juist *tussen* die van de bundel terecht en *verzwakken* het elektrische veld, sterker nog: het veld wordt méér dan gecompenseerd; het resulterende veld is dus tegengesteld van richting en drijft de elektronen in de verdichtingen van de bundel nog meer naar elkaar toe. Dit is des te sterker het geval naarmate een bepaalde verdichting in het plasma een langere weg doorlopen heeft; men kan ook zeggen: de dichtheidsmodulatie neemt langs de baan van de bundel geleidelijk toe. Hier hebben we dus te doen met een geval dat er door de wisselwerking tussen bundel en plasma versterking optreedt. Men kan nu niet meer van een plasmagolflengte spreken: doordat de golven aangroeien, is er geen ruimteladingspatroon aan te wijzen dat zichzelf in amplitude en faze herhaalt.

Alles bijeen zien we dus dat voor $f < f_p$ de modulatie versterkt wordt, dat voor $f > f_p$ de modulatie niet wordt versterkt maar wel de plasmagolflengte van de bundel kleiner wordt, en dat er voor $f \gg f_p$ geen merkbare wisselwerking tussen bundel en plasma optreedt.

Er dient nog vermeld te worden dat er in een plasma, behalve de hierboven geschetste *longitudinale* trillingen, ook *transversale* kunnen optreden. De voornaamste daarvan zijn de cyclotrontrillingen. Deze worden gekarakteriseerd door de frequentie f_c, de cyclotronfrequentie, die gelijk is aan het aantal per seconde doorlopen windingen van de schroef- of cirkelvormige baan die een elektron in het heersende magneetveld volgt. In een versterkbuis zijn transversale trillingen ongewenst. Door het magneetveld geschikt te kiezen, kan het optreden van cyclotrontrillingen in buizen voorkomen worden.

Het systeem bundel-plasma-spiraal

We beschouwen het geval dat de modulatie tot stand wordt gebracht door middel van een spiraal en dat deze zich in of om het plasma bevindt, de situatie dus die men aantreft in buizen van het type van fig. 3. Er is nu, behalve de modulatie van de bundel door de spiraal en de wisselwerking tussen bundel en plasma, ook nog een rechtstreekse wisselwerking tussen spiraal en plasma. Het gevolg daarvan is dat de eigenschappen van zo'n systeem enigszins verschillen van die van één waarbij het plasma uitsluitend door de bundel beïnvloed wordt, zoals hierboven besproken is.

Kiest men een geschikt mathematisch model voor de

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

situatie in een spiraal-bundel-plasmasysteem, dan kunnen de eigenschappen daarvan berekend worden. Wij hebben zulk een berekening uitgevoerd [11] met als voornaamste benadering de veronderstelling dat er uitsluitend longitudinale trillingen mogelijk zijn in de richting van het magneetveld. De belangrijkste eigenschappen van het systeem spiraal-bundel-plasma die uit onze berekeningen voor den dag kwamen, kan men kort als volgt samenvatten.

1) Om koppeling te verkrijgen, moet men er voor zorgen dat de snelheid u_0 van de bundelelektronen hoger is dan de fazesnelheid v_f van de golf in de spiraal.
2) De koppeling is het sterkst en de versterking het hoogst voor frequenties die dicht boven de plasmafrequentie f_p liggen.
3) De koppeling is sterker en de versterking is hoger naarmate u_0 en v_f meer verschillen; een vergroting van het verschil $u_0 - v_f$ leidt echter tot een verkleining van de bandbreedte.

Vergelijkt men deze eigenschappen met die van een vrij bundel-plasmasysteem, dan blijkt dat door het toevoegen van de spiraal de versterking geringer is geworden maar de bandbreedte groter; het verschil is geringer naarmate $u_0 - v_f$ groter is. Verder moest f daar iets kleiner zijn dan f_p, hier daarentegen juist iets groter.

Ter beantwoording van de vraag of het gerechtvaardigd was om in de theorie van onze buizen de transversale golven buiten beschouwing te laten — en tevens om een beter inzicht te krijgen in het gedrag van bundel-plasmasystemen in het algemeen —, hebben we ook de eigenschappen berekend van een bundel-plasmasysteem dat zich in een cilindrische golfpijp bevindt. Daar het hier een zeer gecompliceerd probleem betreft, hebben we het in drie fazen opgelost [12] [13] [14], waarbij het steeds minder sterk was vereenvoudigd. Deze berekingen leerden dat de toegepaste benaderingen toelaatbaar zijn wanneer de plasma- en de cyclotronfrequentie onderling sterk verschillen. Doen ze dat niet, dan zijn er ook relatief sterke cyclotrontrillingen — die met een spiraal uiteraard niet detecteerbaar zijn — en is het increment van de plasmatrillingen gering. Dit correspondeert geheel met wat we bij onze buizen vonden. Voerden we de sterkte van het magneetveld van een buis die aanvankelijk een flinke versterking gaf, zo hoog op dat f_c gelijk werd aan f_p, dan nam het uitgangssignaal tot nul af. Bij de normale sterkte van het magneetveld was f_c niet hoger dan $\frac{1}{2} f_p$.

Bouw en eigenschappen van enige bundel-plasmaversterkers

Het eerste type buis waarmee wij versterking door bundel-plasma-interactie hebben verkregen, is te beschouwen als een klystron waarin in de ruimte tussen de beide trilholten tussen twee hulpelektrodes een niet-zelfstandige lagedruk-kwikontlading wordt opgewekt. Een exemplaar van dit type vindt men afgebeeld in *fig. 5*. Met deze buis wordt bij een frequentie van 10 000 MHz ($\lambda = 3$ cm) een versterking van meer dan 50 dB verkregen (zonder plasma is er geen versterking). Het maximale uitgangsvermogen bedraagt 0,2 mW. Door de aanwezigheid van trilholten is de bandbreedte van buizen van dit type nogal gering (bij de buis van fig. 5 ca. 2 MHz). Een eveneens minder gunstige eigenschap is dat de trilholten verstemd raken wanneer er plasma in de koppelspleten doordringt.

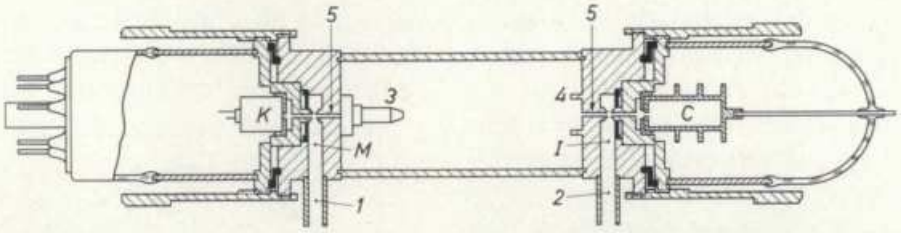


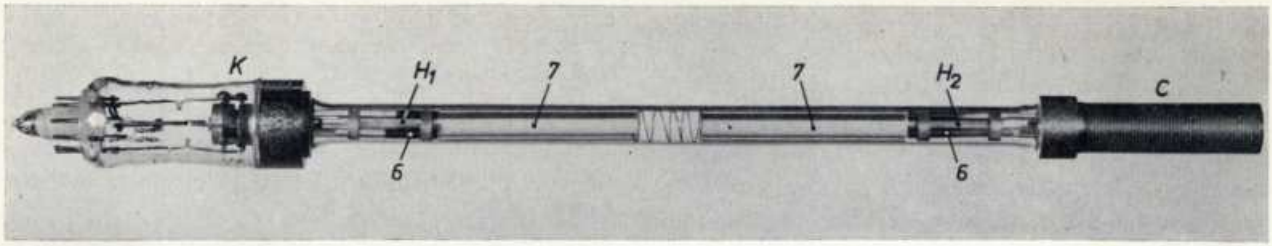
Fig. 5. Vereenvoudigde schematische doorsnede van een door ons gebruikte bundel-plasmabuis waarbij de in- en uitvoer van het signaal geschieden door middel van trilholten. Het plasma wordt hier verkregen door middel van een hulpontlading. *K* kanon. *M* ingangstrilholte. *1* uitgangstrilholte. *C* collector. *1* en *2* ingangs- resp. uitgangsgolfpijp. *3* plasmakatode. *4* plasmaanode. *5* gat voor elektronenbundel.

Beter in menig opzicht zijn de buizen met spiraalkoppeling (fig. 3). Het koppelen door middel van spiralen is niet alleen effectief maar levert ook een flinke bandbreedte op. Verstemming is hier uiteraard onmogelijk. Wij hebben twee soorten spiraalbuizen geconstrueerd en onderzocht, één zonder en één met hulpontlading. Een foto van een buis van het eerste soort vindt men in *fig. 6*; in deze buizen maakt de elektronenbundel dus zelf het plasma. De lengte L (vgl. fig. 3) is bij de buis van de foto 20 cm; bij andere buizen van dit type die we gemaakt hebben 10 cm. De lengte l van de spiralen was bij de diverse buizen 4, 5, 9, 18 en

[11] M. T. Vlaardingerbroek en K. R. U. Weimer, T. Ned. Elektronica- en Radiogenootschap **29**, 73, 1964.
[12] M. T. Vlaardingerbroek, K. R. U. Weimer en H. J. C. A. Nunnink, Philips Res. Repts. **17**, 344, 1962.
[13] M. T. Vlaardingerbroek en K. R. U. Weimer, Philips Res. Repts. **18**, 95, 1963.
[14] H. Groendijk, M. T. Vlaardingerbroek en K. R. U. Weimer, Philips Res. Repts. **20**, 485, 1965.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023



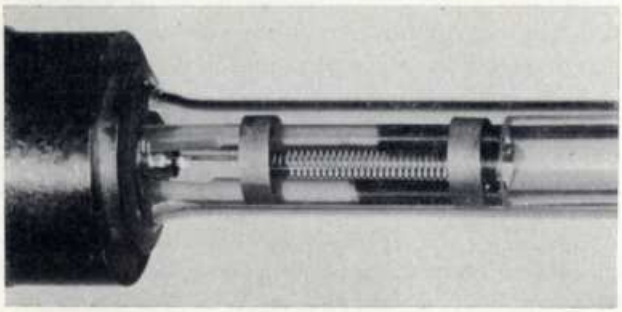


Fig. 6. Een bundel-plasmabuis volgens fig. 3 waarvoor $L = 20$ cm en $l = 24$ mm. De letters hebben dezelfde betekenis als in fig. 3. Verder is *6* een stel van drie staafjes die de spiraal steunen (zie detailfoto). Het uiteinde van deze staafjes is bedekt met een materiaal dat de golf in de spiraal dempt opdat er geen reflexie aan het uiteinde ervan zal optreden. De glazen buisjes *7* en het veertje daartussen hebben geen andere functie dan de staafjes *6* op hun plaats te houden.

40 mm; bij de buis van fig. 10 is $l = 18$ mm. Het verband tussen het ingangsvermogen P_i en het uitgangsvermogen P_o vindt men voor een buis van 20 cm en met spiralen van 18 mm weergegeven in *fig. 7*. Zoals men ziet, komt bij lage P_i het uitgangssignaal in een zeker gebied niet boven de ruis uit (gebied I), vervolgens is er een gebied (gebied II) waarin P_o lineair met P_i toeneemt, terwijl bij hoge P_i (gebied III) het uitgangsvermogen weer afneemt, dikwijls zelfs zeer sterk. Een dergelijk verloop vindt men bij alle bundel-plasmabuizen; het treedt eveneens op bij de buizen van het klystrontype (fig. 5) als bij de spiraalbuizen met hulpontlading. De oorzaak van het weer afnemen van het uitgangsvermogen met toenemende P_o zal verderop besproken worden.

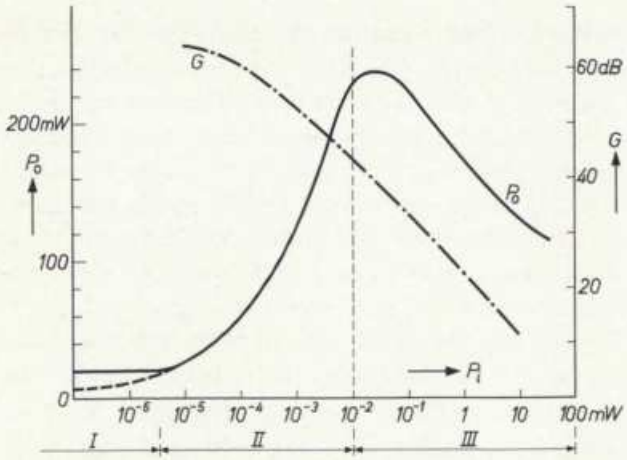


Fig. 7. Het uitgangsvermogen P_o van een bundel-plasmaversterker neemt bij vergroting van het ingangsvermogen P_i niet onbeperkt toe maar vertoont een verzadiging of, zoals hier, een maximum. De getekende curve geldt voor een buis volgens fig. 3 waarvoor $L = 20$ cm en $l = 18$ mm. De punt-streeplijn geeft het verloop van de vermogensversterking G.

Het verloop van de in gebied II optredende versterking G met de frequentie vindt men voor een bepaalde buis van het onderhavige type weergegeven in *fig. 8*. De vier curven gelden voor verschillende waarden van de bundelstroom. Bij 4,5 GHz en 8 mA is de versterking ca. 52 dB. Zoals men ziet, hebben deze buizen inderdaad een flinke bandbreedte. De hoogste versterking die we ermee bereikt hebben, bedraagt 65 dB.

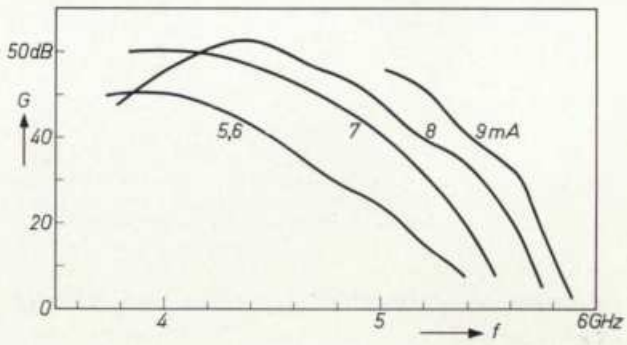


Fig. 8. De vermogensversterking G voor de spiraalbuis van fig. 6 als functie van de frequentie f van het ingangssignaal voor vier waarden van de bundelstroom. De curven gelden alleen voor relatief zwakke ingangsvermogens.

Met de ruis is het bij de buizen van dit soort echter minder goed gesteld: men vindt ruisgetallen van niet minder dan ca. 55 dB. (Het ruisgetal is het in dB uitgedrukte quotiënt van de ruis aan de uitgang en de met G vermenigvuldigde ruis van het ingangssignaal; als de buis geen eigen ruisbijdrage leverde, zou deze verhouding één zijn — ruisgetal 0 dB.) Deze zeer sterke ruis vindt ten dele zijn oorzaak in het feit dat er in een buis zonder hulpontlading een plasma is over de gehele lengte van de bundel, en dat de bundelruis ter plaatse van de ingangsspiraal dus al flink versterkt is. Met buizen waarin de bundelstroom veel zwakker was en

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

waarin de vereiste plasmadichtheid werd verkregen door middel van een hulpontlading tussen de spiralen — buizen van het tweede soort dus —, vonden we dan ook een lager ruisgetal. Op het traject van katode naar ingangsspiraal was de plasmadichtheid in deze buis zo gering dat daar geen versterking van ruis van omstreeks 4000 MHz kon plaatsvinden.

Een veel groter deel van de ruis bleek echter samen te hangen met de aard van het elektronenkanon. Bij spiraalbuizen van het tweede type (*fig. 9*) waarin niet alleen de lengte van het plasma tot het noodzakelijke minimum is teruggebracht, maar waarin zich ook een ander type kanon bevindt, bedraagt het ruisgetal slechts 25 dB. Van het verschil met dat van de buizen van het eerste type komt globaal 5 dB op rekening van het plasma en 20 dB op die van het kanon.

Het kanon waarmee deze verbetering bereikt is, is hetzelfde als ook gebruikt wordt in lopendegolfbuizen met geringe ruis [15]. Het onderscheidt zich van de andere o.a. hierin dat het zich geheel bevindt in het magneetveld dat de bundel bijeenhoudt, zodat de bundel vanaf de katode een ongeveer constante doorsnee heeft. Allerlei elektronenbewegingen die optreden in zich vernauwende bundels ontbreken hier.

hebben wij bij 10 GHz een versterking van 20 dB bereikt. Voor de invoer kan het inverse effect gebruikt worden. De buizen leveren tot nu toe echter een uiterst gering maximaal uitgangsvermogen [16].

De factoren die de bovengrens van het uitgangsvermogen bepalen

Zojuist hebben we gezien (fig. 7) dat het uitgangsvermogen bij toenemend ingangsvermogen niet blijft toenemen maar een verzadiging vertoont, of zelfs op den duur weer afneemt. Dit moet o.i. worden toegeschreven aan het feit dat de oscillerende plasma-elektronen zoveel energie kunnen opnemen, dat ze in staat zijn gasmoleculen (atomen) te ioniseren. De ladingsdichtheid van het plasma neemt toe wanneer dat gebeurt, en de plasmafrequentie eveneens (formule 1b). Stijgt de plasmafrequentie tot boven de signaalfrequentie, dan daalt de versterking, wat zich uit in een verzadiging van het uitgangsvermogen.

Deze verklaring wordt gesteund door verscheidene experimenten. Meet men bij de in fig. 5 geschetste buis met twee trilholten het uitgangsvermogen alsmede de kwaliteitsfactor en de parallelweerstand van de uitgangstrilholte, dan kan men vrij nauwkeurig schatten hoe sterk de wisselstroomcomponent in de bundel is

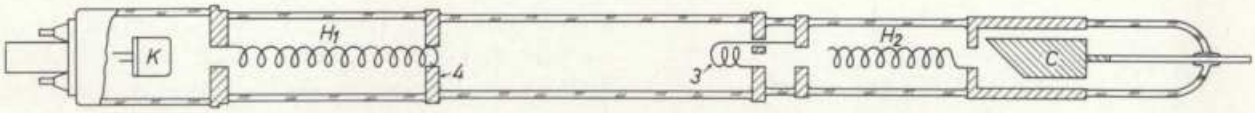


Fig. 9. Spiraalbuis met hulpelektrodes voor gasontlading. De bundelstroom is hier, ter vermindering van de ruis, uiterst laag gekozen. De letters en cijfers hebben dezelfde betekenis als in fig. 3 en fig. 5.

Alle hierboven besproken buizen werken in het frequentiegebied van 4000 tot 10 000 MHz (golflengte 7 tot 3 cm). Door de gasdruk hoger te kiezen en aldus de plasmadichtheid en -frequentie te verhogen, kan men ook buizen maken die versterken in het mm-gebied. Het submillimetergebied is echter moeilijk toegankelijk: plasma's met de hiervoor vereiste dichtheid ($n_0 > 10^{15}$ cm^{-3}) zijn moeilijk te maken en ook zal een elektronenbundel moeilijk door deze plasma's heen kunnen dringen.

Verhoging van de frequentie heeft ook gevolgen voor de in- en uitvoer van de signalen: trilholten of spiralen die gebruikt kunnen worden in het mm-gebied zijn nl. moeilijk te vervaardigen. Kort geleden is ons gebleken dat men in dit frequentiegebied voor de uitvoer ook gebruik kan maken van het feit dat een elektron dat zich door een medium — of een nauwe tunnel erin — beweegt met een snelheid die groter is dan de lichtsnelheid in dat medium, daarin een kegelvormige elektromagnetische golf opwekt. Met een buis waarbij de uitvoer van het signaal aldus plaatsvond, ter hoogte van de spleet van de uitgangstrilholte. Daaruit volgt weer welke oscillatiesnelheden de plasma-elektronen kunnen hebben. Het blijkt nu dat de hoogste waarden die men vindt voor de kinetische energie van deze elektronen inderdaad in de buurt van de ionisatie-energie van het gas liggen. Anderzijds is in de onderhavige buis bij de sterkte van het ingangssignaal waarbij verzadiging optreedt, de modulatie nog zo gering dat niet-lineaire verschijnselen nauwelijks van belang kunnen zijn.

Verdere steun wordt gegeven door het resultaat van experimenten waarbij men tegelijkertijd meet bij twee frequenties, waarvan er één ruim boven de plasmafre-

[15] Zie hiervoor W. Kuypers en M. T. Vlaardingerbroek, Philips Res. Repts. **20**, 349, 1965.

[16] Een beschouwing over deze wijze van invoer en uitvoer van signalen, alsmede een beschrijving van de bouw en de eigenschappen van onze desbetreffende buizen, zal binnenkort elders verschijnen.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

quentie ligt. Voert men het ingangsvermogen van de trilling met de laagste frequentie op, dan vindt men niet alleen dat het uitgangsvermogen bij die frequentie verzadiging vertoont, maar tevens dat bij de hoogste frequentie de versterking toeneemt; zie *fig. 10*. Dat is juist wat men op grond van het veronderstelde toenemen van de plasmafrequentie moet verwachten, en het bewijst dat het verzadigingsverschijnsel niet veroorzaakt wordt door een desintegratie van de bundel. Een verdere aanwijzing dat de dichtheid van het plasma toeneemt, vinden we in het sterker worden van de lichtemissie. Deze wordt veroorzaakt door de terugkeer naar de grondtoestand van aangeslagen (geïoniseerde) atomen en is derhalve evenredig met de dichtheid daarvan.

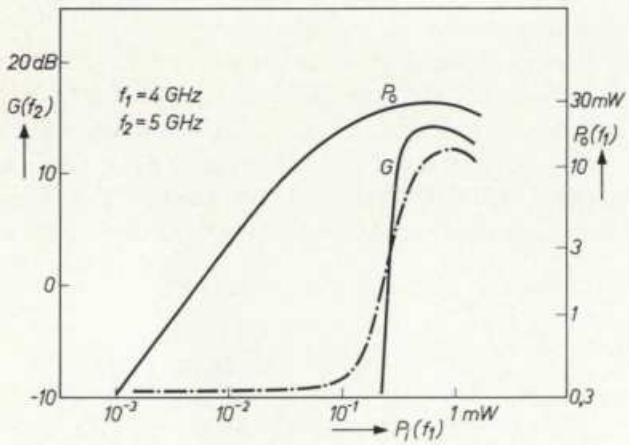


Fig. 10. Resultaat van experimenten waarbij er gewerkt werd met twee ingangssignalen. Het ene had een frequentie f_1 (4 GHz) waarbij een flinke versterking mogelijk was, de frequentie f_2 van het andere (5 GHz) lag ver boven de plasmafrequentie. Verhoogt men het vermogen P_1 van het eerstgenoemde signaal, dan neemt bij de P_1-waarde waarbij het uitgangsvermogen P_0 zijn maximum bereikt, de versterking G van het andere signaal sterk toe. Dit wijst erop dat de plasmafrequentie dicht bij f_2 is komen te liggen, d.w.z. dat de dichtheid van het plasma is toegenomen. Hiermede in overeenstemming is dat de lichtemissie (puntstreeplijn; ordinaatschaal in willekeurige eenheden) een soortgelijke toeneming vertoont.

Gedurende de zeer korte tijd waarin, na het plotseling inschakelen van een sterk ingangssignaal, de plasmadichtheid de nieuwe waarde nog niet bereikt heeft, zou wèl een grote versterking moeten kunnen optreden. Experimenteel kon dit inderdaad door ons worden aangetoond. Werd een spiraalbuis plotseling belast met een sterk ingangssignaal, dan was het uitgangssignaal gedurende de eerste microseconden aanmerkelijk sterker dan daarna. Blijkens de lichtemissie had de plasmadichtheid in die periode inderdaad zijn evenwichtswaarde nog niet bereikt (*fig. 11*).

Bij een uitvoeriger proefneming, met een serie ingangssignalen van toenemende sterkte, bleek P_0 eerst met P_1 toe te nemen, daarna bleef de beginwaarde van

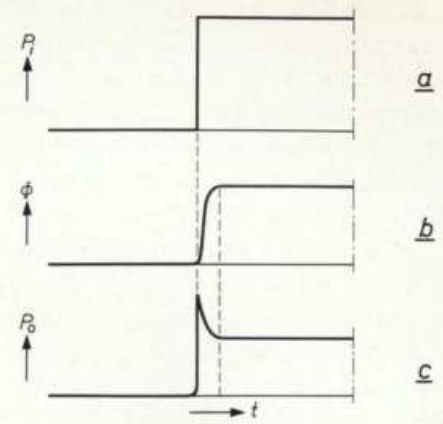


Fig. 11. Ook de verschijnselen die optreden wanneer men een sterk ingangssignaal (vermogen P_1) plotseling inschakelt (a) — in alle drie de grafieken is horizontaal de tijd t uitgezet —, wijzen erop dat de versterking begrensd wordt door het optreden van ionisatie. Gedurende de eerste milliseconden, waarin de plasmadichtheid blijkens het verloop van de lichtemissie Φ zijn evenwichtswaarde nog niet heeft bereikt (b), is het uitgangssignaal (vermogen P_0) veel sterker dan nadien (c).

P_0 constant, de na enkele μs optredende evenwichtswaarde nam steeds meer af (*fig. 12*). Dit laatste correspondeert geheel met het verloop van de curve van fig. 7. Het gelijkblijven van de initiale waarde wijst erop dat bij de desbetreffende P_1-waarden de kinetische energie van de plasma-elektronen de voor ionisatie vereiste waarde E_1 overschreden had. Het uitgangsvermogen kon daardoor niet verder toenemen, want elektronen waarvan de kinetische energie groter is geworden dan E_1 kunnen deze energie slechts behouden gedurende

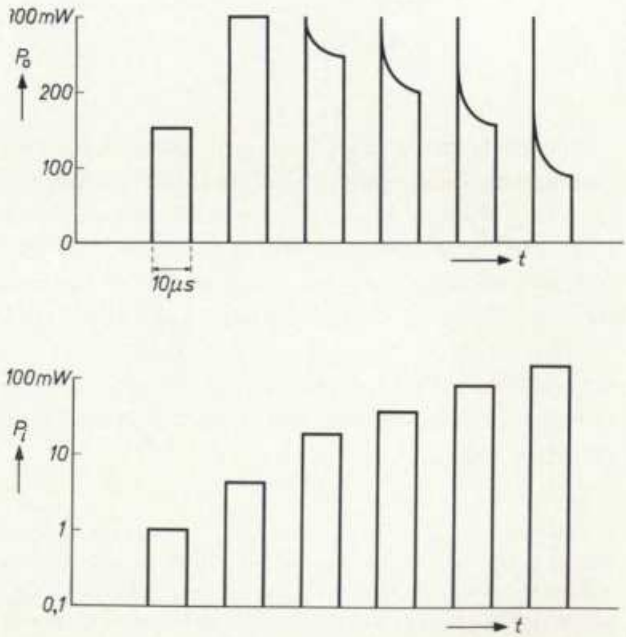


Fig. 12. Als fig. 11 maar nu voor zes steeds grotere waarden van P_1. Zodra P_0 zijn evenwichtswaarde bereikt had — d.i. het geval binnen 10 μs —, werd het signaal weer uitgeschakeld. Zodra het effect van fig. 11 optrad, bleef de linkerflank van de curven voor P_0 op constante hoogte, de rechterflank werd steeds lager.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

de tijd die verloopt totdat ze een tot ionisatie leidende botsing uitvoeren. Deze tijd nu was bij de in onze buis heersende gasdruk en ionisatiegraad uiterst gering (orde van grootte 10^{-9} s), zodat de hogere kinetische energie van de plasma-elektronen grotendeels verbruikt werd voor ionisaties en nauwelijks aan het uitgangsvermogen ten goede kon komen.

De gevolgtrekking die men uit het bovenstaande moet maken, is, dat een hoger uitgangsvermogen alleen bereikt kan worden door met een volledig geioniseerd plasma te werken; de ladingsdichtheid kan dan niet meer toenemen en de plasmafrequentie f_p kan dus niet verlopen en daardoor de versterking doen afnemen. Dit beperkt de keuze van het gas vrijwel tot waterstof en deuterium, omdat men anders met tweevoudige ionisaties te maken kan krijgen. De ladingsdichtheid waarbij f_p b.v. 6000 MHz is, zoals in onze buizen, treedt bij volledige ionisatie uiteraard bij een lagere gasdruk op dan bij onvolledige; een druk van $2{,}5 \times 10^{-5}$ Torr is daarvoor reeds voldoende. Bij een zo lage druk is de kans op een botsing van een bundelelektron met een gasatoom echter klein, zodat men met een uiterst sterke bundel moet werken om inderdaad de gewenste volledige ionisatie teweeg te brengen. Deze methode ter verkrijging van een groot uitgangsvermogen is door Allen en Chorney [17] toegepast in een buis voor 3000 MHz.

Laagfrequente trillingen

Het optreden van ionisatie doordat de trillende plasma-elektronen bij hoog ingangsvermogen een te grote kinetische energie krijgen, veroorzaakt, behalve de zojuist besproken verzadiging van het uitgangsvermogen, ook nog een ander hinderlijk effect. Zodra P_o zo hoog was opgevoerd dat de verzadigingswaarde bereikt was, trad er in al onze buizen een trilling op met een frequentie die tussen 0,5 en 2,5 MHz lag. Deze trilling uitte zich 1) in de aanwezigheid van zijbanden in het uitgangssignaal, 2) in een modulatie van de collectorstroom, 3) in een modulatie van de lichtemissie; zie *fig. 13*. Deze trilling, waarvan het karakter o.i. verwant is met de fluctuaties in de microgolfemissie van grote bundel-plasmasystemen, kan het best verklaard worden door aan te nemen dat er in het plasma plaatselijk dichtheidsfluctuaties optreden. Tot nu toe is er niets gevonden wat met deze hypothese in tegenspraak is, dit in tegenstelling met andere denkbare oorzaken. Zo kon de hypothese dat er een wisselwerking zou optreden met het ionengas, verworpen worden omdat in een buis voor 6000 MHz de ionenplasmafrequentie van kwikdamp ca. 10 MHz is. Ook kan de laagfrequente trilling niet in verband staan met enige transversale trilling: voor elektronen is de cyclotronfrequentie in onze buis ca. 2000 MHz, voor ionen slechts 5,5 kHz.

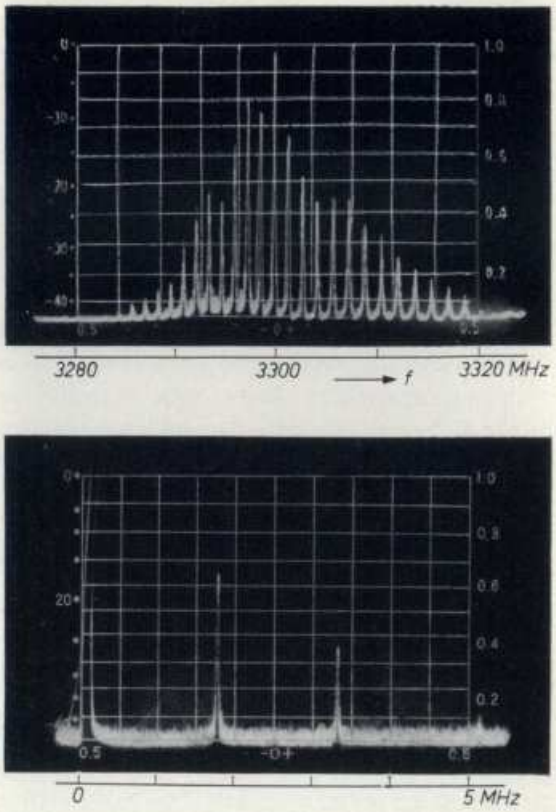


Fig. 13. *a*) Spectrale energieverdeling van het uitgangssignaal van een sterk belaste bundel-plasmaversterker. Behalve een piek bij de frequentie van het ingangssignaal (3300 MHz), zijn er enige bijpieken. Het frequentieverschil Δf tussen alle naburige pieken is hetzelfde (1,5 à 2 MHz), wat erop wijst dat er in de buis laagfrequente trillingen met de frequentie Δf optreden. *b*) Detecteert men de lichtemissie van zo'n buis en analyseert men de periodiciteit van de variaties daarin, dan blijken de voorkomende frequenties gelijk te zijn aan $n\Delta f$ ($n = 1, 2, \ldots$).

De fluctuaties in de dichtheid van het plasma in onze buizen ontstaan, naar wij geloven, als volgt. Zodra de plasma-elektronen een zo grote oscilllatie-energie krijgen dat ze ionisaties kunnen teweegbrengen, wordt achter in de buis de plasmadichtheid hoger dan elders. Door ambipolaire diffusie (d.i. diffusie van beide soorten ladingdragers samen) breidt de verdichting zich uit in de richting van het elektronenkanon. In een aanzienlijk deel van de buis wordt dan de plasmafrequentie, door het toenemen van de ladingsdichtheid, zoveel hoger dan de frequentie van het ingangssignaal, dat de versterking afneemt. Daardoor kunnen de plasma-elektronen achter in de buis niet zoveel energie opnemen als voorheen en niet een zodanige snelheid bereiken dat ze ionisaties kunnen teweegbrengen. Deze toestand

[17] M. A. Allen en P. Chorney, Int. Conf. on the microwave behaviour of ferrimagnetics and plasmas, Londen 1965.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

duurt voort totdat de plasmadichtheid weer tot zijn oorspronkelijke waarde gedaald is, daarna herhaalt het spel zich.

Het vermogen dat bij het optreden van botsingen die tot ionisatie leiden, in onze buizen door de plasma-elektronen aan het gas wordt afgegeven, ontlenen deze uiteraard aan de bundel. Zodra de laagfrequente trillingen optreden, zal het door de bundel afgegeven vermogen dus variëren in het ritme van de trillingen en bovendien gemiddeld groter zijn dan voorheen. Dit impliceert dat ook de loopsnelheid van de bundelelektronen aldus moet variëren. Tracht men de snelheidsverdeling in de bundel te meten, dan vindt men resultaten die erop wijzen dat dit inderdaad het geval is.

Overzien we het bovenstaande, dan is het begrijpelijk dat de bundel-plasmabuizen als versterkbuizen voor microgolven minder attractief zijn. De ruis is betrekkelijk sterk en bij sterk ingangssignaal zijn bovendien de zojuist besproken laagfrequente trillingen hinderlijk. Daarnaast is er een puur praktisch punt dat een bundel-plasmabuis minder aantrekkelijk maakt, het feit nl. dat de levensduur van de katode relatief kort is als gevolg van het ionenbombardement.

Anderzijds moet er echter op gewezen worden dat het onderzoek aan en met deze buizen een bijdrage kan leveren tot de plasmafysica in het algemeen, zowel rechtstreeks als wat de methodologie betreft. Dit geldt, naar gebleken is, eveneens voor een tak van de plasmafysica die hierboven niet ter sprake gekomen is, de bestudering van plasma's in vaste stoffen. Door laatstgenoemd onderzoek hoopt men inzicht te krijgen in de aard van de stroominstabiliteiten die zijn waargenomen in sommige halfgeleiders.

Samenvatting. In een neutraal plasma kunnen elektronentrillingen optreden die zich niet uitbreiden en waarvan de frequentie f_p, de plasmafrequentie, afhangt van de ladingsdichtheid van het elektronengas. Ze kunnen worden opgewekt door een bundel geladen deeltjes, b.v. elektronen. Door wisselwerking van bundel en plasma kan een dichtheidsmodulatie van de bundel versterkt worden mits de frequentie f ervan lager is dan de plasmafrequentie f_p. Dit effect ligt ten grondslag aan bundel-plasma-versterkbuizen voor microgolven. In deze buizen wordt de bundel gemoduleerd, resp. wordt een uitgangssignaal afgenomen met een trilholte of met een spiraal. Blijkens berekeningen is in spiraalbuizen de versterking het grootst als f iets hóger is dan f_p; verder moet de bundelsnelheid iets hoger zijn dan de fazesnelheid van de signalen in de spiralen. De experimenten bevestigden dit. Spiraalbuizen hebben een grotere bandbreedte dan vrije bundel-plasmasystemen of buizen met trilholten. In een buis van 10 cm lengte werd bij 5000 MHz een versterking van 60 dB bereikt. Het ruisgetal kon niet verder verlaagd worden dan tot 25 dB. Het uitgangsvermogen bereikt zijn grens als de plasma-elektronen zelf ionisatie teweeg gaan brengen en daardoor f_p doen verlopen. Ook treden bij groot ingangsvermogen storende laagfrequente trillingen op (ca. 2 MHz). Vooral dit laatste effect staat praktische toepassing van bundel-plasmabuizen als versterkers voor microgolven in hoge mate in de weg.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

Afstembare geïntegreerde schakelingen

621.3.049.7:621.37

Het gebruik van geïntegreerde filter- en oscillatorschakelingen, vooral voor lage frequenties, wordt sterk beperkt door het feit dat men er moeilijk zelfinducties in kan opnemen. Men probeert reeds enige jaren deze moeilijkheid te omzeilen door met transistorschakelingen te werken waarin geen zelfinducties voorkomen en waarin een geschikte terugkoppeling ervoor zorgt dat toch de gewenste eigenschappen worden verkregen — men werkt dus met actieve *RC*-schakelingen, uitsluitend bestaande uit weerstanden, condensatoren, diodes en transistors. Twee problemen daarbij zijn dat de eigenschappen van dergelijke schakelingen sterk afhangen van de temperatuur en van de voedingsspanning. Zo zijn b.v. de steilheid van een transistor en de differentiële weerstand van een diode resp. evenredig en omgekeerd evenredig met het quotiënt I/T van stroom en temperatuur. Daardoor kunnen kleine veranderingen van de voedingsspanning en de temperatuur zo'n schakeling reeds onbruikbaar maken. Met name de kringversterking van de ketens met terugkoppeling moet zeer constant zijn.

Wij hebben een combinatie van kunstgrepen gevonden waarmee men deze moeilijkheden de baas kan worden, en die in het bijzonder geschikt is voor schakelingen die afstembaar moeten zijn. De eerste kunstgreep is dat als stroombron voor de versterkschakeling een transistor-schakeling gebruikt wordt (*fig. 1*) waarvan de stroom I onafhankelijk is van de spanning en bovendien evenredig met de temperatuur. De bij temperatuurvariatie optredende verandering in de steilheid van de versterkertransistor enz. wordt dus door de stroomverandering juist gecompenseerd. Deze eigenschap van de stroombron is verkregen door de basis (*b*) van de daarin gebruikte transistor een constante voorspanning V_b te geven die een zeer bepaalde waarde heeft. De gewenste sterkte van de stroom kan worden ingesteld met behulp van de variabele weerstand R_e.

Door de tweede kunstgreep is ervoor gezorgd dat de genoemde variatie van I geen invloed heeft op de kringversterking. Wij hebben in de versterkschakeling (*fig. 2*) als belastingsweerstand van de transistor niet een weerstand genomen maar een serie diodes. Deze diodes hebben dezelfde stroom-spanningskarakteristiek en dus dezelfde differentiële weerstand r_0 als de *P-N*-overgang emissor-basis van de transistor. Voor de wisselstroom-

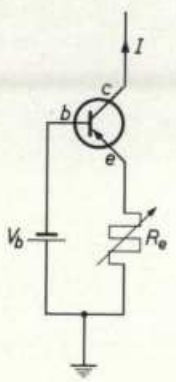


Fig. 1

component i van de stroom die door deze *P-N*-overgang en door de belastingsdiodes vloeit, is het geheel dus te beschouwen als een soort potentiometer - schakeling; de spanningsversterking is derhalve onafhankelijk van de stroom en eenvoudig gelijk aan het aantal diodes.

De weerstand van de diodes (inclusief de bewuste *P-N*-overgang) hangt uiteraard wèl van de stroom af — hun karakteristiek is exponentieel. Men kan dus een *RC*-kring waarin de schakeling van fig. 2 is opgenomen, met behoud van de juiste kringversterking, verstemmen door eenvoudig met behulp van R_e (fig. 1) de stroom I te veranderen.

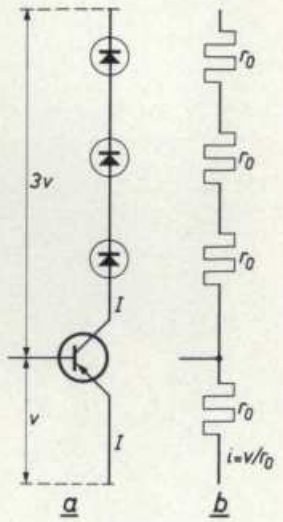


Fig. 2

Met behulp van de twee beschreven kunstgrepen kan men zeer stabiele actieve filters en oscillators maken. Als voorbeeld van de door ons reeds gerealiseerde schakelingen noemen we een filter voor het middengolfgebied dat afstembaar is tussen 0,5 en 1,5 MHz (kwaliteitsfactor Q tussen 70 en 80) en een oscillator die elektrisch kan worden verstemd van 20 tot 20 000 Hz. Desgewenst kan men verscheidene kringen gelijktijdig afstemmen met behulp van slechts één weerstand R_e.

Filters van het hierboven beschreven type vertonen een aanmerkelijk sterkere ruis dan b.v. een *LC*-keten. Ook is, althans bij de verstembare filters, de maximaal toelaatbare signaalsterkte betrekkelijk klein — dat komt doordat de karakteristieken van diodes en transistors sterk gekromd zijn. De uiterste grenzen van het gebied waarbinnen de signaalsterkte zich mag bewegen, liggen dientengevolge betrekkelijk dicht bijeen.

Alles in aanmerking genomen, zal toepassing van de filters voorlopig in hoofdzaak beperkt blijven tot gevallen waarbij de wat minder gunstige eigenschappen wat betreft ruis en dynamiek niet al te zeer storen en waarbij Q niet al te hoog behoeft te zijn, maar waarbij de mogelijkheid van elektrische afstemming van groot gewicht is. Voor de oscillators daarentegen zijn vele toepassingen denkbaar, en in experimentele vorm reeds gerealiseerd, b.v. generators voor toontelefonie en meetoscillators voor bijzondere doeleinden.

A. J. W. M. van Overbeek
W. A. J. M. Zwijsen

A. J. W. M. van Overbeek en W. A. J. M. Zwijsen, medewerkers van Philips' Natuurkundig Laboratorium, Eindhoven.

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!

www.freeservicemanuals.info 11/14/2023

Fabricage van geïntegreerde schakelingen

Volgens de planaire techniek kunnen uit een siliciumplaatje van 2 × 2 cm² enkele honderden exemplaren van een geïntegreerde schakeling worden gemaakt. Voor de opeenvolgende bewerkingen bij deze fabricage zijn een aantal maskers nodig; elk masker bestaat uit enkele honderden exemplaren van het schabloon dat voor één van de bewerkingen nodig is. Elke schabloon wordt eerst met behulp van een tekenmachine op sterk vergrote schaal getekend, waarna door herhaalde fotografische reproduktie van deze tekening op zeer kleine schaal het masker wordt vervaardigd (zie b.v. Philips techn. T. **27**, 152, 1965/66 (no. 5/6)). De tekeningen voor de opeenvolgende maskers moeten zeer nauwkeurig op elkaar passen, hetgeen hier wordt gecontroleerd door een aantal tekeningen op elkaar te leggen en in doorvallend licht te bekijken.

Jaargang 27, 1965/66, no. 10 blz. 245-284 Verschenen 6 september 1966

Digitized in Heiloo the Netherlands Not for sale!